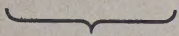


SÉRIE A, N° 969

N° D'ORDRE

994



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ
(Mention Sciences)

PAR

Raymond DUGUY

PREMIÈRE THÈSE

Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 5 juin 1962 devant la Commission d'examen

MM. GRASSÉ

Président

BEAUMONT

PANIGEL

} *Examineurs*

SÉRIE A, N° 969

N° D'ORDRE

994



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ
(Mention Sciences)

PAR

Raymond DUGUY

PREMIÈRE THÈSE

Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 5 juin 1962 devant la Commission d'examen

MM. GRASSÉ *Président*

BEAUMONT
PANIGEL

} *Examineurs*



PROFESSEURS

Doyen M. ZAMANSKY

G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure	Mme LELONG	T Mathématiques (E.N.S.)
DE BROGLIE	T Théories physiques	SELLAÏR	T Géologie (S.P.C.N.)
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées	COTTE	T Physique électrique
GRASSE	T Evolution des êtres organisés	DUBOIS J.E.	T Chimie organique
PREVOST	T Chimie organique	LAMOTTE	T Zoologie (E.N.S.)
CHAUDRON	T Chimie appliquée	MICHEL A.	T Chimie Minérale (Orsay)
WYART	T Minéralogie et Cristal.	OLMER	T Énergétique générale
TENSIER	T Zoologie	ROUAULT	T Électricité (Orsay)
MANGENOT	T Biologie Vég. (Orsay)	GAUTHIER	T Mécanique appliquée
AUGER	T Physique quantique et Relativité	BARCHEWITZ	T Chimie Physique
MONNIER	T Physiologie Générale	BROSSEL	T Physique atomique
PIVETEAU	T Paléontologie	BUSER	T Physiologie comparée
ROCARD	T Physique (E.N.S.)	CAMUS	T Physiologie Vég. BMPV
CARTAN	T Mathématiques (E.N.S.)	CASTANG	T Physique (Orsay)
LAFPITTE	T Chimie générale	CURIEN	T Minéral. et Cristallog.
FAVARD	T Géométrie supérieure	MOYSE	T Physiologie Vég. (Orsay)
COULOMB	T Physique du Globe	NOIROT	T Evolution des Êtres Org.
Mlle COUSIN	T Biologie Animale (SPCN)	PANNETIER	T Chimie générale (Orsay)
CHIRETIN	T Chimie minérale	POSSOMPES	T Zoologie
DRACH	T Zoologie	PULLMANN	T Chimie théorique
KASTLER	T Physique (E.N.S.)	TEILLAC	T Physique Nucl. et Radio- activité
EPHROSSI	T Génétique	TONNELAT	T Biologie Physico-chim.
RIVIERE	T Géologie SPCN et sédim.	VILLE	T Économétrie
GAUTHERET	T Biologie Vég. (P.C.B.)	WILLEMART	T Chimie (P.C.B.)
LUCAS R.	T Recherches Physiques	DODE	T Chimie (Orsay)
THOMAS A.	T Biologie cellulaire	FREYMANN	T Recherches Physiques
ARNULF	T Optique appliquée	GUINCHET	T Biol. Vég. SPCN (Orsay)
MORAND	T Physique Enseignement	ROLLET	T Chimie (P.C.B.)
SOLEILLET	T Physique (P.C.B.)	Mlle JOSIEN	T Chimie S.P.C.N.
DANJON	T Mécanique exp. des Fluides	CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et théorie des groupes
PETIT	T Astronomie	ARNOULT	T Electronique (Orsay)
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique	CHAPELLE	T Physique (Orsay)
GALLIEN	T Embryologie	DELANGE	T Mathématiques (Orsay)
EICHORN	T Botanique	DENY	T Mathématiques Gén. Orsay
DE CUGNAC	T Biologie Végétale (SPCN)	GERMAIN	T Mécan. théor. des fluides
Mlle CAUCHON	T Chimie Physique	LUCAS G.	T Géologie
THIELLER	T Physique du Globe	ALLARD	T Chimie Physique
L'HERITIER	T Biologie Générale (Orsay)	BERTHELOT	T Phys. Fondamentale des Hautes Énergies (Orsay)
GRUVET	T Radioélectricité (Orsay)	BRICART	T Météorologie et phys. de l'atmosphère.
PONCIN	T Mécanique Générale	Mme ALBE-FESSARD	T Psychophysiologie
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des Nombres	FRIEDEL	T Physique des Solides (Ors)
QUELET	T Chimie Organique	M. JULIA	T Études des Molécules naturelles complexes
CAGNIARD	T Géophysique appliquée	LENDER	T Biol. Animale (SPCN) Orsay
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire	MAGAT	T Physico-chimie des radio- éléments
CUVILLIER	T Paléontologie	Mlle QUINTIN	T Electrochimie
JUNG	T Pétrographie	MONOD	T Chimie du métabolisme
TRILLAT	T Microscopie et diffrac- tion électronique	BENOIT	T Physiol. Anim. (Orsay)
WIEGMANN	T Chimie organique et struc.	DE POSSSEL	T Analyse numérique
JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste (Orsay)	CHARLOT	T Chimie analytique
VASSY	T Physique de l'atmosphère	HAUSSINKY	T Radiochimie
DESTOUCHES	T Théories Physiques	LEMEZ	T Physiol. Vég. BMPV (Orsay)
AMIEL	T Chimie générale	GUERIN	T Chimie M.P.C. (Orsay)
HOCART	T Minéralogie et Cristallog.	CHATELET M.	T Chimie (P.C.B.)
J.P. MATHIEU	T Physique (Optique)	JEAN	T Physique Nucléaire (Orsay)
COUTEAUX	T Biologie animale (P.C.B.)	MATTLER	T Physique S.P.C.N.
MAY	T Zoologie (Orsay)	MICHEL L.	T Phys. Théor. des Hites Énergies (Orsay)
CHIQUET	T Théorie des fonctions et topologie	BERGERARD	T Zoologie (Orsay)
FELDMANN	T Biologie Végétale marine	BERTIN	T Electronique (Orsay)
GUINIER	T Physique des Solides (Orsay)	BOUSSIÈRES	T Chimie des Radioéléments (Orsay)
JOST	T Physiologie comparée	Mme COUTURE	T Thermodynamique et Méc. Physique
FORTET	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique	ELLENBERGER	T Géologie appl. s/le terr.
SCHWARTZ	T Calcul diff. et Intégral	FRANC	T Biol. Animale (P.C.B.)
CHOUARD	T Physiologie Végétale	SCHNELL	T Botanique tropicale (Orsay)
MALAVARD	T Aviation (Techn. Aéronaut.)	STOLKOWSKI	T Physiologie générale
BRELOT	T Calcul diff. et intégral	ACHER	T Chimie Biol. (Orsay)
NORMANT	T Synthèse organique générale	BAUDICH	T Biologie animale P.C.B.
BENARD	T Chimie Minérale	BEAUMONT	T Biologie animale SPCN
BUVAT	T Botanique (E.N.S.)	BLAMONT	T Géophysique Ionosphère
DIGUE	T Statistiques Mathématiques	BOURREAU	T Botanique
SOULAIAC	T Psychophysiologie	CURIE D.	T Physique (M.G.P.)
ULRICH	T Physiologie Végétale	DURAND-DELGA	T Géologie
MARECHAL	T Optique théorique et Appl.	FREON	T Chimie organique (Orsay)
KIRRMANN	T Théories Chimiques	HELLER	T Physiologie végétale
CHADEFAUD	T Botanique	TORTRAT	T Calcul des Probabilités
Mlle LE BRETON	T Physiologie de la nutri.	CAILLEUX	T Géologie (S.P.C.N.)
SALEM	T Mathématiques générales	MAGNAN	T Physique (S.P.C.N.)
LELONG	T Applic. de l'analyse à la géométrie	DAUDEL	T Mécanique ondulatoire appl. à la Chim. Théor. et à la Phys. Nucléaire
DEVILLERS	T Anatomie et Histologie Comp.	Mlle FOURCROY	T Biol. Végétale (SPCN)
EHRESMANN	T Topologie Algébrique	Mme CHOQUET-BRUHAT	T Méc. Analytique
FRANÇON	T Physique (S.P.C.N.)		T Méc. céleste
GLANGEAUD	T Géographie phys. et Géologie dynamique	Mlle VEIL	T Physiologie Générale
GODEMENT	T Mathématiques (M.P.C.)	LWOFF	T Microbiologie
PISOT	T Tech. Mathém. de la Phys.	SIENSTRUNK	T Mécan. Phys. et Expérim.
ROCH	T Géologie	LACONRE	T Métallur. des métaux Nucl.
SCHATZMAN	T Astrophysique	BROCHARD	T Physique P.C.B. (Orsay)
TERMIER	T Paléontologie stratig.	CABANNES	T Mécanique générale
ZAMANSKY	T Mathématiques générales	LESIEUR	T Mathématiques MPC (Orsay)
LENNUIER	T Physique (M.G.P.)	MAZET	T Mécanique générale (Orsay)
RIZET	T Génétique (Orsay)	CAIRE	T Géographie phys. et Géol.
ROUTHIER	T Géologie appliquée	COMOLLET	T Dynamique
Mme TONNELAT	T Physique Théorique	CORABEUF	T Mécanique des Fluides
DXMIER	T Mathématiques (M.P.C.)	DELLOE	T Physiologie Animale
SOUCHAY	T Chimie générale	GORENFLOT	T Physique de l'exosphère
AGRAIN	T Electrotechnique gén.	HOUILLO	T Botanique II (Orsay)
BRUSSET	T Chimie systématique	JULLIEN J.	T Biologie Animale P.C.B.
M. LEVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay)	MALGRANGE	T Chimie P.C.B.
Mme CHAIX	T Chimie biologique	OLIVIER	T Tech. Math. de la Phys.
Mme HUREL-PY	T Biologie Végétale (PCB)	NOZÉRAN	T Antropologie
PIAUX	T Chimie (M.P.C.)	BLANC-LAPIERRE	T Botanique II (Orsay)
BRUN	T Mécan. théorique des Fluides	CHENAUD-GEON	T Physique ENS. (Orsay)
LEDERER	T Chimie biologique	KAHANE	T Botanique (Orsay)
Mme DUBREIL	T Mathém. (Agrégation)	SAMUEL	T Mathématiques (Orsay)
		KOURGANOFF	T Mathématiques ENS féminine
		THIRY	T Astronomie (Orsay)
			T Mécanique céleste

BIOLOGIE DE LA LATENCE HIVERNALE CHEZ *VIPERA ASPIS* L.

par Raymond DUGUY

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	313
INTRODUCTION	314

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE

INTRODUCTION	315
MATÉRIEL ET MÉTHODES	315
I. — ACTIVITÉ D'AUTOMNE. Accouplements d'automne. — Entrée en hivernage	317
II. — LATENCE HIVERNALE. Points d'hivernage. — Hivernage	324
III. — ACTIVITÉ DE PRINTEMPS. Fin de l'hivernage. — Comportement de printemps	333
DISCUSSION DE LA PREMIÈRE PARTIE	346

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

INTRODUCTION	350
MATÉRIEL ET MÉTHODES	350
I. — FONCTION VENIMEUSE	352

II. — CYCLE SEXUEL ET ÉVOLUTION DES CORPS GRAS.	
Cycle sexuel des femelles. — Cycle sexuel des mâles. — Evolution des corps gras chez les femelles. — Evolution des corps gras chez les mâles	360
III. — HÉMATOLOGIE	369
IV. — GLANDES ENDOCRINES ET GLYCORÉGULATION.	
Hypophyse. — Thyroïde. — Surrénales. — Pancréas. — Glycorégulation	390
DISCUSSION DE LA SECONDE PARTIE	410
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	412
RÉSUMÉ	415
BIBLIOGRAPHIE	420

AVANT-PROPOS

Qu'il me soit permis de remercier d'abord M. le Professeur Pierre-P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, Professeur à la Sorbonne, qui a bien voulu accepter le sujet de cette thèse et en favoriser la réalisation en mettant à ma disposition les moyens de travail du Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à M. le Professeur F. BOURLIÈRE, de la Faculté de Médecine de Paris, qui, depuis ma thèse de Médecine, n'a cessé de suivre mes recherches avec beaucoup de bienveillance et auquel je dois la publication de ma thèse secondaire. A ce sujet, je dois remercier vivement M. le Professeur J. GUIBÉ, du Muséum National d'Histoire Naturelle, qui a bien voulu me confier les documents nécessaires à ce travail et m'a toujours soutenu de ses encouragements.

Il m'est particulièrement agréable de témoigner ici ma gratitude à Hubert SAINT GIRONS, Maître de Recherches au C.N.R.S., auquel me lie une vieille amitié, née de travaux communs. L'hospitalité que j'ai trouvée dans son laboratoire, ainsi que les nombreux conseils, qui m'y ont été prodigués, ont contribué, pour une large part, à la réalisation de cette thèse.

Je ne saurais oublier M. M. GABE, Maître de Recherches au C.N.R.S., auquel je suis redevable de tant de judicieux conseils.

Que M. le Professeur R. AGID, de la Faculté des Sciences de Toulouse, M^{me} M. MARTOJA et M^{me} M.-C. SAINT GIRONS soient assurés de mes sentiments de gratitude pour la partie de ce travail effectuée grâce à leur sympathique collaboration.

INTRODUCTION

Depuis qu'il s'est trouvé des naturalistes pour regarder vivre les animaux dans la nature nous savons par leurs écrits que la biologie de certaines espèces subit, au cours de l'hiver, de profondes modifications. Chacun observe que de nombreux animaux disparaissent pendant la saison froide : la plupart des Insectes se chrysalident, de nombreux Oiseaux émigrent, et certains Mammifères s'engourdissent dans leurs terriers. Les Reptiles et les Amphibiens, qui restent plusieurs mois enfouis sous la terre, sont généralement comparés aux Mammifères hibernants. Avec le début du printemps les hibernants se réveillent pour reprendre leurs activités, et il vient tout naturellement à l'esprit d'expliquer ce fait en fonction de la température. Chez les Reptiles notamment, où la biologie est essentiellement liée à la thermorégulation, ce facteur semble d'autant plus important.

C'est dans ce sens que furent orientées nos premières recherches. Pendant une douzaine d'années nous avons observé les sorties de printemps de *Vipera aspis* dans l'ouest de la France, puis étudié les conditions de température de leurs abris pendant l'hiver. Mais les données fournies nous ont montré qu'il ne s'agissait là que d'un aspect du problème : il semble, en effet, que celui-ci n'ait jamais été approfondi en ce qui concerne les Reptiles, et qu'il reste encore de nombreux points à préciser avant de pouvoir fournir une interprétation du séjour de ces animaux dans leurs refuges d'hiver.

Jusqu'ici l'opinion admise était qu'il s'agissait d'un état de torpeur, et qu'un Serpent hiverne comme le fait un Léroty ou une Martotte : l'engourdissement des Vipères serait alors un sommeil hivernal véritable. Une autre hypothèse était à envisager : celle d'un arrêt de l'activité pendant la saison froide, mais sans sommeil hivernal véritable. En résumé, quelle formule devait-on employer : celle d'hibernation, sensu stricto, ou celle d'hivernage.

Pour pouvoir apporter une réponse à cette question il était indispensable de rechercher s'il existait des modifications de l'état physiologique des Vipères pendant les mois d'hiver. Mais, comme d'autre part nous ne possédions qu'excessivement peu de données sur le cycle annuel de *Vipera aspis*, il devenait nécessaire d'étudier les Vipères à toutes les périodes de l'année.

Tout ceci nous a donc amené à entreprendre l'étude du cycle annuel de *Vipera aspis*, mais en gardant à ce travail son but primitif : celui d'approfondir nos connaissances sur la vie des Serpents pendant la période de latence hivernale.

Les conditions dans lesquelles nous nous trouvions, particulièrement favorables pour l'écologie, ne nous permettaient pas d'effectuer seul l'étude histologique des glandes endocrines, et les dosages biochimiques nécessaires. Cette partie du travail a été affectuée en collaboration avec le Docteur R. AGID (glycorégulation), M. MARTOJA-PIERSON (surrénales) et M. H. SAINT GIRONS (hypophyse, thyroïde, pancréas).

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE

INTRODUCTION

L'écologie des Reptiles au cours de leur latence hivernale n'est connue que de manière très fragmentaire. Les études qui en ont été faites jusqu'ici concernent surtout les Serpents d'Amérique et fournissent des données sur les points d'hivernage avec quelques précisions sur les températures : BAILEY (1949), CARPENTER (1953), COHEN (1948), COWLES (1941), CRIDDLE (1937), KLAUBER (1956), WOODBURY (1954), etc... Les observations sur les Serpents d'Europe sont beaucoup plus rares : ORMSBY (1950), ROLLINAT (1891-1931), SMITH (1951), VIAUD-GRAND-MARAIS (1867). Cependant les travaux de VOLSOE (1944), sur *Vipera berus* au Danemark, et de SAINT GIRONS (1952), sur *Vipera aspis* en France, ont mis en valeur les différents facteurs écologiques de la latence hivernale.

Nous avons limité nos recherches, pour la partie écologique de ce travail, à la période d'inactivité des Vipères : la latence hivernale. Cependant, pour pouvoir interpréter les observations effectuées à cette époque de l'année, il nous a semblé indispensable d'étudier les passages d'un état à l'autre, en automne et au printemps. Ces deux époques de transition ont fait l'objet de chapitres distincts, sous les termes de « comportement de printemps » et d'« activité d'automne ».

Nos observations ont été effectuées dans une région située à 40 km au sud-est de Nantes. Cette partie du Bocage Vendéen se caractérise par de nombreuses haies très épaisses, morcelant les cultures, et de petites vallées étroites aux pentes recouvertes de taillis. C'est le biotope type de *Vipera aspis*, et l'une des régions de France où elle atteint sa plus grande densité. Le climat est tempéré humide, sous l'influence océanique, avec vents d'ouest dominants. On note cependant des amplitudes thermiques plus marquées que dans la région de Nantes du fait de l'altitude qui dépasse généralement 100 mètres.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données d'écologie de ce travail ont été fournies par des observations de *Vipera aspis* à l'état sauvage, à l'exclusion de tout sujet en cage, ou même en terrarium. Les Vipères dont il s'agit ont été observées, et capturées dans la plupart des cas, au cours de chasses personnelles de 1949 à 1960 : pendant cette période environ 2 000 Reptiles, dont 1 650 Vipères furent observées dans la nature. La longue pratique de nos terrains de chasse nous a permis de choisir deux biotopes types pour y effectuer des mesures de température :

— le premier était un talus couvert de 150 m de long, axé est-ouest, en bordure de prairie;

— le second était constitué par une petite vallée de 600 m de long, et de 50 m de largeur moyenne; l'un des versants, orienté au sud-est, abritait une population très dense que nous avons estimée de l'ordre de 250 Vipères.

Chaque observation de Reptile — comportant l'espèce, le sexe, l'âge et le mode d'activité — était accompagnée par celle de l'heure, de l'insolation, des précipitations, de la direction et de la force du vent, de la température de l'air, et de celle du substratum au soleil. La température vraie de l'air était mesurée au thermomètre fronde à 2 m de hauteur, et à 2 m de haies. Celle du substratum au soleil était obtenue au moyen d'un thermomètre tige (non coloré) posé sur le sol au voisinage des points de sorties. Chez un certain nombre de Vipères adultes, nous avons noté la température rectale en introduisant l'extrémité d'un thermomètre tige dans le cloaque de l'animal.

Pendant trois hivers consécutifs (1956-57, 1957-58, 1958-59) les températures hebdomadaires de plusieurs abris, choisis dans les deux biotopes définis précédemment, ont été notées de la fin d'octobre à la fin de mars. Le relevé était effectué entre 12 h et 14 h, et nous pouvons considérer ces températures comme des maxima diurnes. Les refuges étaient constitués par de vieilles souches situées près des points d'hivernage les plus typiques. Un tube métallique, introduit à travers le bois pourri, atteignait le niveau du sol entre les racines de la souche; son extrémité supérieure était fermée par un bouchon, puis recouverte de terreau. En choisissant des souches de différentes grosseurs nous avons obtenu des profondeurs de 0,20 à 0,50 m. La température était notée en laissant descendre un thermomètre tige, tenu par un fil, à l'intérieur du tube; le bouchon n'était enlevé que quelques secondes pour l'entrée et la sortie du thermomètre. La mesure des maxima et des minima hebdomadaires s'effectuait en enfouissant un thermomètre à maxima et minima sous une souche, à 0,30 m de profondeur, environ. Dans le même biotope nous avons également noté les variations hebdomadaires des températures observées sous une grosse pierre; cette dernière mesure n'ayant d'ailleurs de valeur qu'à titre de comparaison, puisque un abri superficiel ne sert généralement pas de refuge à une Vipère au cours de sa latence hivernale.

CHAPITRE PREMIER

ACTIVITÉ D'AUTOMNE

L'activité d'automne de *Vipera aspis* présente un intérêt particulier pour deux raisons : d'abord parce qu'il s'agit de la période précédant l'hivernage et qu'il est indispensable d'étudier les facteurs écologiques qui la conditionnent; mais aussi en raison de l'existence d'une activité sexuelle en automne qui n'a été que très peu étudiée jusqu'ici chez *V. aspis*.

1. ACCOUPLEMENTS D'AUTOMNE

On sait, de fort longue date, que les Serpents s'accouplent au printemps, mais l'existence d'une seconde période d'accouplements, en automne, est restée ignorée très longtemps. Les premières observations précises sur ce point sont celles de ROLLINAT (1898) : elles décrivent l'accouplement d'automne de *Natrix viperinus* et de *Coronella austriaca*. Chez *Natrix natrix* il a été signalé, en France, par D'ABADIE (1928); en Angleterre, BOLAM (1922) et LESTER (1949) l'ont observé chez des Couleuvres en captivité. L'accouplement d'automne de *Vipera berus* a été cité par SCHREIBER (1912), et BOULENGER (1913); VOLSOE (1944), par contre, ne l'a pas observé au Danemark. En France, aucune observation n'en a été faite mais, selon SAINT GIRONS (*in litt.*) il est infiniment probable dans les régions méridionales de l'aire de dispersion de *Vipera berus*. Quant à celui de *Vipera aspis*, longtemps ROLLINAT le mit en doute, et il ne se rendit à l'évidence qu'avec la première observation qui en fut publiée par son ami D'ABADIE (1928). Depuis, les travaux de SAINT GIRONS (1949-1951) ont apporté de nouvelles données sur les mœurs nuptiales des Vipères, aussi avons-nous pu nous dispenser de décrire le comportement sexuel de *Vipera aspis*.

Le début de la période d'activité sexuelle automnale est marquée, généralement vers la fin de septembre, par une nette augmentation du nombre des Vipères sorties. Dans les localités à forte densité de population on peut observer alors la formation de groupements qui relèvent de deux facteurs : l'un d'ordre écologique (biotopes particulièrement bien exposés); l'autre lié à l'activité sexuelle des mâles qui commencent à effectuer de petits déplacements (de l'ordre de quelques dizaines de mètres). Il se produit assez fré-

quemment, à cette époque, des « boules de Vipères » qui sont composées, à l'origine, d'un couple en préliminaires d'accouplement sur lequel vient se grouper une quantité plus ou moins grande de mâles. VIAUD-GRAND-MARAIS (1867) rapporte l'observation d'un groupement de ce genre, en septembre, qui contenait 17 Vipères aspic. En automne on assiste assez rarement à des luttes de mâles : nous rappellerons simplement qu'il s'agit d'une poursuite entre deux mâles qui s'enlacent en ayant l'air plus de danser que de lutter. Nous en avons noté le 1^{er} octobre, et SMITH (1951) en cite une observation chez *Vipera berus* dans le Surrey, au début d'octobre.

Nous avons toujours observé les accouplements dans la première quinzaine d'octobre; plusieurs années, nous en avons noté le 5 octobre : il est à remarquer que cette date est comparable à celle à laquelle fut faite la première observation de l'accouplement d'automne de *Vipera aspis* (D'ABADIE, 2 oct. 1928). Il existe aussi une autre courte période, entre le 10 et le 15 octobre, pendant laquelle les accouplements ont tendance à se produire (fig. 1). Nous

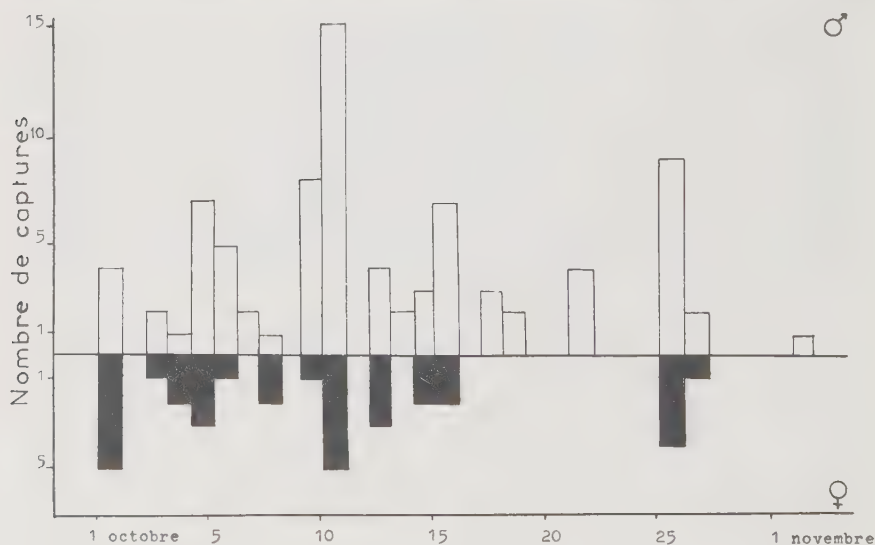


Fig. 1. — Captures de *V. aspis* en octobre. Total : 114 (7 années). En abscisses : dates des captures. En ordonnées : nombre de Vipères capturées.

devons signaler que le cycle reproductif de *Vipera aspis* est biennal (dans la région où ont été faites les observations), et que les femelles qui viennent de pondre au début de septembre ne s'accouplent pas cet automne-là. En pratique, on peut admettre que, lorsque l'au-

tomne présente des conditions normales de température, la seconde période d'activité sexuelle des Vipères s'étend sur environ trois semaines, de la fin de septembre à la mi-octobre. Mais ceci n'est valable qu'au sud de la Loire : les observations de SAINT GIRONS, ainsi que celles que nous avons recueillies personnellement, montrent un très net décalage de dates. L'activité sexuelle se fait sentir dès le début de septembre; les accouplements ont lieu généralement dans la deuxième quinzaine de ce mois, mais nous en avons noté dès le 8 septembre, soit environ un mois avant la date moyenne de ceux du sud de la Loire. La fin de cette période d'activité sexuelle se situe au début d'octobre, en général. Il existe donc une avance de près d'un mois entre les localités étudiées au sud et au nord de la Loire, distantes de 80 km seulement. Les Vipères de l'habitat nord sont à la limite de leur aire de répartition et, par conséquent, dans des conditions écologiques nettement défavorables par rapport à celles de l'habitat sud. Aussi le facteur climatique devient-il essentiel dans la détermination des accouplements d'automne : ceux-ci ne peuvent se produire que lorsque les mois d'août et de septembre ont des conditions de température, et surtout d'insolation, normales. Quant aux années qui présentent un déficit thermique à cette époque, elles effacent toute activité sexuelle d'automne.

A ce sujet, nous devons mentionner l'année 1958, caractérisée par un été exceptionnellement humide, qui modifia profondément l'activité des Vipères, même dans les localités au sud de la Loire. Il est évident, en effet, que de longues périodes pluvieuses au cours de l'été condamnent les Vipères à des séjours prolongés dans leurs abris. Si cette inactivité forcée n'a que relativement peu d'importance pour les mâles, elle modifie au contraire très notablement le cycle des femelles. A partir de juin, ces dernières ont en effet besoin d'une insolation importante et régulière pendant leur gestation : celle-ci se prolonge en fonction directe du déficit thermique. Le comportement des femelles fut modifié de façon caractéristique, au cours de l'été 1958, par cette recherche de l'insolation. Nous avons observé le 18 août deux femelles enroulées l'une sur l'autre pour essayer de profiter d'une petite place d'insolation, malgré un rayonnement direct très faible (temps pluvieux). Ces groupements écologiques de femelles persistèrent jusqu'au mois d'octobre, et nous avons observé jusqu'à trois femelles enroulées les unes sur les autres dans une haie où les places d'insolation étaient rares (17 octobre). Des groupements écologiques de femelles gestantes ont été signalés chez d'autres Vipéridés : FINNERAN (1953) mentionne la fréquence, lors de la gestation en juillet et en août, de petits groupes de femelles de Mocassin (*Agkistrodon contortrix mokeson*), le plus souvent deux ou trois individus, mais quelquefois jusqu'à neuf ensemble.

En 1958, les premières pontes n'eurent lieu que le 6 octobre; une seconde période de pontes, un peu plus nombreuses, eut lieu vers le 17. A ce moment s'observaient encore des groupements : nous avons vu le 16 octobre, en bordure de haie, un groupe de deux femelles dont l'une était en train de pondre. Quant aux femelles dont la gestation n'était pas à terme à cette date, elles furent contraintes à regagner, gestantes, leurs refuges d'hivernage; nous reviendrons sur leur cas dans la partie physiologique de ce travail.

L'occurrence de conditions climatiques aussi défavorables est assez rare mais nous avons trouvé, dans les notes de ROLLINAT, la mention d'un cas semblable en 1910. Ses observations mentionnent, en effet, que les femelles étaient gestantes, pour la plupart, au milieu et à la fin d'octobre; de rares pontes eurent lieu vers le 18 octobre.

La période automnale d'accouplement est donc étroitement liée à un facteur écologique : elle existe, ou n'existe pas, suivant que les conditions climatiques sont normales ou défavorables. Dans le cas des Vipères à la limite nord de leur aire de répartition elle est encore beaucoup plus irrégulière, malgré les manifestations plus précoces de l'activité sexuelle d'automne.

2. ENTRÉE EN HIVERNAGE

On peut considérer qu'à partir de la mi-octobre, dans les années normales, l'activité sexuelle disparaît peu à peu et se termine bien avant que les sorties ne cessent complètement; les Vipères continuent en effet à sortir chaque fois que la température le permet pendant la seconde quinzaine d'octobre. Elles chassent et mangent encore à cette époque, et toutes les Vipères que l'on capture alors, sauf les post-parturientes, ont des corps gras volumineux. Lors des derniers beaux jours de fin d'octobre la diminution de la température et de l'insolation gêne beaucoup la digestion : les animaux cessent alors de se nourrir et leurs sorties sont simplement destinées à assurer leur thermorégulation. Nous avons observé la formation de petits groupements, soit 2 mâles, soit mâle et femelle, enroulés ensemble : le facteur sexuel est ici hors de cause, et il s'agit d'un facteur écologique de groupement qui rassemble plusieurs animaux en des places favorables.

Dans le but de montrer la différence d'activité en automne, suivant le sexe, nous avons figuré les captures faites en octobre pendant 7 années, en y notant les mâles et les femelles (fig. 1). Les données fournies montrent que, sur l'ensemble des captures, il se trouve environ 1/4 de femelles et 3/4 de mâles (28 % et 72 %); par contre, les observations notées en 1958 (fig. 2) traduisent un pourcentage nettement plus élevé pour les femelles : 53 % et seulement

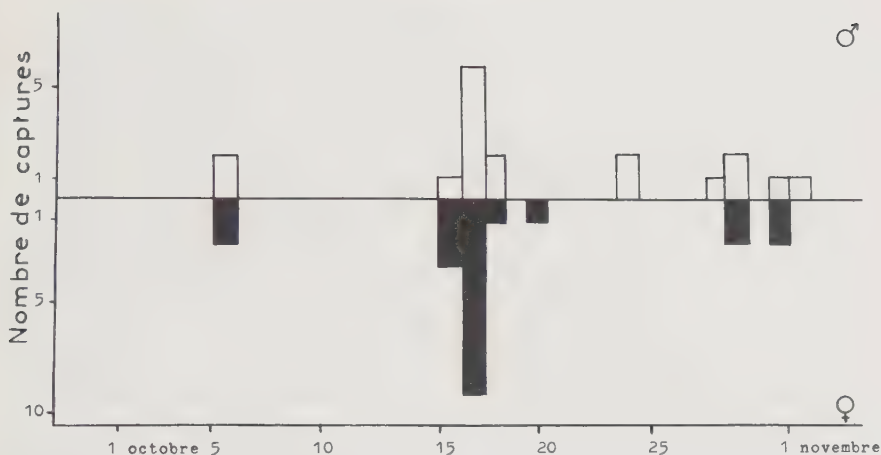


Fig. 2. — Captures de *V. aspis* en octobre 1958. Total : 38. En abscisses : dates des captures. En ordonnées : nombre de Vipères capturées.

47 % de mâles. Ces résultats s'expliquent d'ailleurs parfaitement en raison de l'été pluvieux de 1958 qui retarda tellement les gestations que les femelles furent obligées de sortir le plus possible en octobre pour essayer de les mener à terme.

Un autre fait, qui peut être considéré comme une règle presque absolue, doit être souligné : les toutes dernières Vipères sorties sont uniquement des mâles. De tout ceci nous pouvons donc déduire qu'en octobre les mâles présentent une activité nettement plus importante, et plus prolongée, que celle des femelles.

En pratique, on peut admettre le 1^{er} novembre comme date limite d'activité chez *Vipera aspis*. Cette date, déjà mentionnée par VIAUD-GRAND-MARAIS (1867) pour les Vipères de Vendée et de Loire-Atlantique, est également valable pour les localités du nord de la Loire (SAINT GIRONS). Elle est la même pour *Vipera berus*, aussi bien en Angleterre (SMITH, 1951), qu'au Danemark (VOLSOE, 1944). Quant aux Couleuvres les plus communes dans l'ouest de la France, *Natrix natrix*, *Natrix maura*, et *Coronella austriaca*, nous avons remarqué qu'elles disparaissent à peu près en même temps que les Vipères, fait mentionné également par ROLLINAT dans l'Indre. Cependant il est à noter que toute période de pluie ou de froid, survenant à partir du 20 octobre, provoque toujours le début de l'hivernage et que, même s'il se produit peu après une période favorable, les Vipères restent malgré tout dans leurs abris.

Au début de novembre nous avons toujours observé, à l'intérieur des refuges, des températures supérieures à + 10°, et géné-

ralement situées vers $+ 13^{\circ}$. La température des abris est évidemment fonction de la température de l'air, mais les variations sont amorties. A cette époque, la température de l'air est généralement inférieure à celle des abris. Nous pouvons citer, à titre d'exemple, les températures observées aux premiers jours de la latence hivernale, pendant 3 années consécutives :

	Temp. de l'air	Temp. du refuge	Temp. du substratum
1956	$+ 10^{\circ}5$	$+ 12^{\circ}$	$+ 11^{\circ}$
1957	$+ 11^{\circ}$	$+ 13^{\circ}5$	$+ 12^{\circ}$
1958	$+ 16^{\circ}$	$+ 13^{\circ}$	$+ 16^{\circ}$

En 1958, l'été très pluvieux fut suivi d'un automne chaud, ce qui explique la température de l'air, anormalement élevée pour cette date.

La température du substratum non couvert varie surtout en fonction de l'insolation; lorsque celle-ci est nulle, ou très faible, la surface du sol est à une température égale, ou très légèrement supérieure à celle de l'air. Ceci explique qu'en été, lorsque la température de l'air se situe entre $+ 20^{\circ}$ et $+ 30^{\circ}$, l'insolation n'est pas indispensable à l'activité de *Vipera aspis* : il suffit d'une température du substratum comprise entre $+ 22^{\circ}$ et $+ 30^{\circ}$ pour que les sorties aient toujours lieu (SAINT GIRONS, 1952 et observations personnelles).

Selon VOLSOE (1944) l'entrée en hivernage chez *Vipera berus*, au Danemark, aurait lieu lorsque la température est inférieure à $+ 8^{\circ}$. Mais la comparaison avec *V. aspis* est rendue difficile du fait de la sensibilité thermique légèrement différente chez ces deux espèces :

V. berus :

Optimum thermique $+ 26^{\circ},5$; Minimum volont. toléré $+ 10^{\circ}$;

V. aspis :

Optimum thermique $+ 29^{\circ}$; Minimum volont. toléré $+ 11^{\circ}$,

Les données fournies par SAINT GIRONS (1952) sur les Vipères du nord de la Loire montrent que la latence hivernale commence lorsque la température devient inférieure au minimum volontairement toléré à cette époque. Cette température correspond à la température minima à laquelle les animaux peuvent être observés sortant de leurs abris. Mais elle n'est pas suffisante pour que les Vipères

res restent volontairement dehors : elles ne peuvent le faire que si la température maxima diurne du substratum atteint $+ 25^{\circ}$, sous l'influence directe du rayonnement solaire.

L'ensemble des observations que nous avons faites sur *Vipera aspis* à l'état sauvage nous incitent à croire que la température des abris n'a que très peu d'influence sur la détermination de l'entrée en hivernage : celle-ci semble liée essentiellement à la température du substratum au soleil. Lorsque la température maxima diurne de celui-ci n'atteint pas $+ 25^{\circ}$ les Vipères restent dans leurs abris. Il s'agit donc, non pas d'une impossibilité à se mouvoir hors des refuges, puisqu'à cette date la température y est toujours supérieure ($+ 13^{\circ}$, en moyenne) à celle du minimum volontairement toléré ($+ 11^{\circ}$), mais d'un refus de rester exposées à l'extérieur à des températures trop éloignées de l'optimum ($+ 29^{\circ}$).

L'ensemble de ces faits tend à prouver que l'insolation demeure, en définitive, le facteur écologique principal de la fin d'activité chez *Vipera aspis*. La diminution ou l'absence d'insolation, en automne, a pour conséquence directe un abaissement de la température du substratum, qui ne permet plus une digestion ni une thermorégulation normales. Dès lors, les sorties ne sont plus possibles et la persistance de ces conditions pendant quelques jours amène le début de la latence hivernale.

CHAPITRE II

LATENCE HIVERNALE

1. POINTS D'HIVERNAGE

Les observations les plus nombreuses sur les points d'hivernage chez les Reptiles ont été faites sur la faune d'Amérique du nord. Les groupements de Serpents et d'Amphibiens, dans des abris communs, y sont fréquents pendant l'hiver : CARPENTER (1953), COWLES (1941), LACHNER (1952), NEILL (1948). Il se produit aussi, assez fréquemment, des rassemblements de Colubridés de plusieurs espèces : BAILEY (1949), COHEN (1948), HAMILTON (1947), OWENS (1949), SCHRÖDER (1950). Le cas le plus marquant en a été rapporté par CRIDDLE (1937) : il s'agit d'une grande fourmilière abandonnée dont les galeries abritaient 257 Couleuvres (9 *Thamnophis radix*, 101 *Storeria occipitomaculata*, 148 *Opheodris aestivus*). Cette colonie de Couleuvres était répartie à diverses profondeurs, jusqu'à 1 m 20, et les sujets qui se trouvaient à ce niveau avaient le corps partiellement dans l'eau. Les refuges d'hiver des Crotales ont fait l'objet de nombreuses investigations : GLOYD (1946), KLAUBER (1956), MALL (1929), VETAS et WOODBURY (1951), WOOD (1944), WOODBURY et PARKER (1956). Il existe en effet, chez les Crotales, une migration d'automne vers les lieux d'hivernage, qui rend possible le marquage des Serpents. Les données recueillies ont prouvé qu'il existait un retour des mêmes Serpents aux mêmes lieux d'hivernage chaque année, avec des migrations de 1 à 2 miles (généralement moins d'un mile).

Ces observations, concernant des biotopes très différents de ceux que fréquente *Vipera aspis*, ne peuvent être utilisées qu'à titre de comparaison avec le mode d'hivernage des Serpents d'Europe, sur lequel les publications sont rares. Les faits mentionnés par différents auteurs montrent que la cohabitation de Reptiles et d'Amphibiens s'observe fréquemment. Au Danemark, VOLSOE cite des agglomérations composées de *Vipera berus*, *Anguis fragilis*, *Lucerta vivipara*, et *Bufo vulgaris*, contenant une centaine de sujets. Ses observations tendent à prouver que *V. berus* hiverne seule lorsqu'elle se trouve dans des abris de faible profondeur (0 m 25 à 0 m 50), mais qu'on observe des groupements (jusqu'à 24 Vipères) lorsqu'il s'agit de lieux d'hivernage plus profonds (0 m 50 à 1 m 25). Dans le premier cas les refuges sont situés, le plus souvent, sous

des racines de bruyère; dans le second, il s'agit presque toujours de cavités à l'intérieur d'un talus. Chez *V. berus* une observation semblable a été faite, en Angleterre, par SERVICE (1902) : la cavité d'hivernage se trouvait à 2 m 40 de profondeur et contenait 40 Vipères ainsi qu'une dizaine de Crapauds et de Lézards.

Très peu d'auteurs ont apporté des précisions sur l'hivernage des Serpents de la faune de France. Cependant, une observation de groupement d'hivernage très important est rapportée par Marie PHISALIX (1940) citant des faits relatés par le Docteur MABEUF : au cours de l'hiver 1898-1899 une tranchée destinée au chemin de fer, ouverte près du Mont-Dore, fit découvrir plusieurs centaines de Serpents sur une distance de 30 ou 40 m, ainsi qu'une source chaude (47°) située juste au-dessous. Cette circonstance particulière rend délicate l'interprétation de cette observation; on ne peut affirmer, en effet, que la proximité d'une source chaude constitue, en soi, un facteur de groupement pendant l'hiver, ni qu'elle puisse offrir de meilleures conditions pour la période d'hivernage, puisque l'on sait qu'en captivité les Serpents gardés en cage chauffée, au lieu d'être mis en hivernage, meurent généralement peu après leur reprise d'activité de printemps.

Les abris d'hivernage sont, le plus souvent, beaucoup plus réduits : ROLLINAT cite le cas d'une *V. aspis* femelle trouvée avec une *Natrix maura* femelle, dans un trou en terre; SAINT GIRONS celui d'une Vipère hivernant dans un terrier de *Lacerta viridis*, sous un rocher au milieu d'une lande.

Chez *V. aspis* à l'état sauvage dans une région de bocage, les refuges d'hiver sont évidemment nombreux, et varient suivant les points du biotope fréquenté. Nos observations dans la nature nous ont amené à distinguer schématiquement deux types d'habitat : les talus couverts, et les bordures de côteaux.

A. Les talus couverts

Dans le bocage vendéen ce sont des haies larges de 3 m environ, très épaisses, plantées sur un petit talus; les abris d'hivernage sont obligatoirement situés sur les versants exposés au sud. Les observations que nous avons pu faire, au moment de l'arrachage des haies, au cours de l'hiver, nous ont montré que, dans la majorité des cas, les cavités d'hivernage se trouvaient sous des souches de vieux arbres (chêne en général). Une observation faite dans une localité voisine, et bien que fort ancienne (VIAUD-GRAND-MARAIS, 1867), montre la nette préférence des Vipères pour ce type d'abri : 104 Vipères aspic déterrées pendant l'hiver se trouvaient toutes sous des souches, enroulées séparément même lorsque plusieurs étaient groupées. Les terriers des petits Mammifères (Musaraigne,

Lérot, Mulot, Campagnol) semblent beaucoup moins fréquemment choisis comme abris d'hiver. La profondeur des refuges, terriers ou souches situés dans les talus couverts, est assez faible et varie de 0 m 20 à 0 m 50. Les abris peu profonds sont utilisés indifféremment en été et en hiver, mais par une Vipère seulement : celle-ci hiverne donc sur son domaine, ce qui confirme les données de VOLSOE sur *V. berus*. Les cavités plus profondes (0 m 40, en moyenne) sont plus vastes et surtout possèdent de multiples entrées qui peuvent couvrir une surface de plusieurs mètres carrés au niveau du sol : il se produit alors un phénomène de drainage des Serpents, en surface, qui aboutit à un groupement au fond de la cavité d'hivernage. Dans ce cas, le point d'hivernage est commun à plusieurs domaines.

B. Les bordures de côteaux

Dans les versants des côteaux exposés au sud se rencontrent évidemment des abris analogues à ceux des talus couverts, mais on peut y trouver également des refuges beaucoup plus importants. Il s'agit, soit de grands terriers (Renard, Blaireau), soit de cavités naturelles situées sous des éboulis pierreux, qui offrent aux Reptiles des cavités assez vastes à un ou deux mètres de profondeur. Plusieurs dizaines d'individus peuvent venir y effectuer leur latence hivernale et, très souvent, les Serpents et les Amphibiens s'y trouvent mélangés, comme l'ont déjà signalé VOLSOE et SERVICE. Nous devons constater qu'il s'agit alors d'un mode d'hivernage nettement différent de celui que nous avons vu jusqu'ici. En effet, si nous pouvons admettre que deux ou trois Vipères hivernent sous la même souche, lorsque celle-ci se trouve en un point où leurs domaines respectifs se chevauchent, il est impossible par contre d'admettre qu'un éboulis, par exemple, où hivernent plusieurs dizaines de Vipères, soit commun à chacun de leurs domaines. Il faut donc admettre qu'elles se sont déplacées, et rien ne s'oppose à croire qu'il se produit une migration d'automne, analogue à celle que nous connaissons chez les Crotales. Chez *V. aspis* ces déplacements s'effectuent certainement sur de faibles distances, et nos observations nous permettent de penser qu'ils ne doivent guère dépasser 100 m. Toutefois, en l'absence de données qui ne peuvent être fournies que par des marquages, il n'est pas possible de certifier que, chaque hiver, les mêmes Vipères retournent aux mêmes abris; cette hypothèse est cependant la plus vraisemblable.

En définitive, le mode d'hivernage de *V. aspis* semble surtout dépendre du biotope fréquenté. Nous pouvons, arbitrairement, en définir trois types principaux :

1) Abris de faible profondeur : constitués par de petits terriers ou des souches, à 0,30 m environ, où l'hivernage se fait isolément.

C'est la règle dans toutes les localités où les Vipères sont peu nombreuses.

2) Abris de moyenne profondeur : situés à 0,40 m, en moyenne, dans des terriers ou des grosses souches. Les Vipères y passent l'hiver soit isolément, soit en petits groupes (quelques unités). C'est ce qui se produit le plus souvent dans les talus couverts.

3) Refuges profonds : on les trouve à des profondeurs de un ou deux mètres et ils contiennent toujours une quantité plus ou moins grande de Reptiles et d'Amphibiens; ces groupements se sont produits à la suite de migrations, ou tout au moins de déplacements en automne.

Pendant la latence hivernale, un facteur écologique de groupement peut donc exister. Dans le cas des Vipères qui adoptent ce mode d'hivernage, les refuges d'hiver sont situés hors de leurs domaines, mais font partie de leur « espace vital », si l'on en adopte cette définition : « ensemble de l'espace nécessaire à un animal pour effectuer son cycle annuel » (SAINT GIRONS, 1959).

Il nous semblerait logique d'employer le terme de « refuge, ou abri d'hivernage » pour les deux premiers modes définis ci-dessus. Dans ces deux cas, en effet, les Vipères hivernent sans quitter leurs domaines et peuvent utiliser indifféremment leurs abris pendant la période d'activité, ou pendant la latence hivernale.

L'expression de « lieux d'hivernage » pourrait être réservée au cas où une Vipère se déplace hors de son domaine vers un point défini de son espace vital, pour y effectuer sa latence hivernale.

2. HIVERNAGE

Les variations de température à l'intérieur des abris d'hivernage, situés dans la nature, ont été étudiées suivant les techniques exposées précédemment, au cours de trois hivers consécutifs : 1956-57, 1957-58, 1958-59. Il n'est évidemment pas possible de donner ici l'ensemble de ces résultats, aussi avons-nous volontairement simplifié la figure 3 pour représenter les variations de température des abris pendant l'hiver. Nous n'y avons fait figurer que la moyenne des températures notées simultanément dans les quatre abris choisis, pour schématiser l'ensemble des données.

Les courbes obtenues font apparaître une constance annuelle des variations, au cours de l'hivernage, qui se caractérisent par :

1) une diminution progressive de la température moyenne des abris, au cours du mois de novembre. Au début du mois elle se situe à $+ 13^{\circ}$, environ, et à la fin du mois à $+ 7^{\circ}5$;

2) un palier, pendant les mois de décembre et de janvier, au cours desquels la température oscille autour de $+ 7^{\circ}5$;

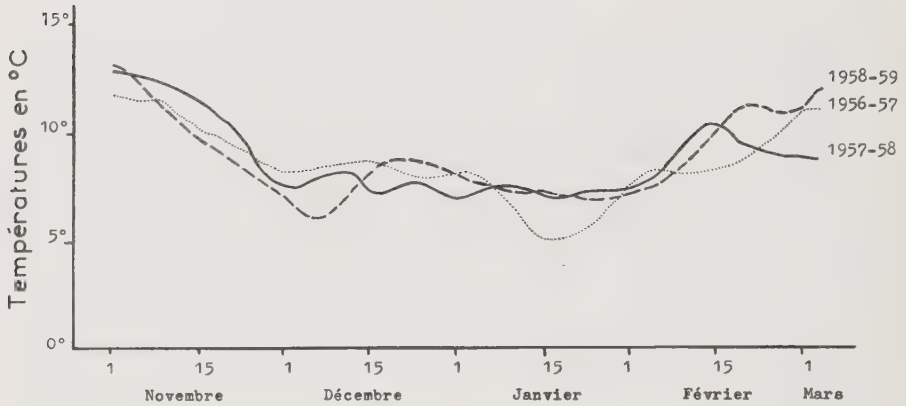


Fig. 3. — Variations des températures maxima diurnes des abris pendant l'hivernage. Moyenne des températures notées simultanément dans 4 abris, entre 0,20 m et 0,40 m de profondeur. En ordonnées : températures en °C. En abscisses : dates.

3) une augmentation en février, qui ramène plus ou moins rapidement la température vers $+10^{\circ}$ à la fin de ce mois.

Ces données ne permettaient cependant pas de connaître les écarts extrêmes de température auxquels étaient soumises les Vipères, au cours de leur latence hivernale. Aussi avons-nous été amenés à rechercher les variations des minima et des maxima hebdomadaires, en prenant comme exemple un abri de 0,30 m, situé sous une souche (fig. 4). L'examen des résultats obtenus pendant l'hiver

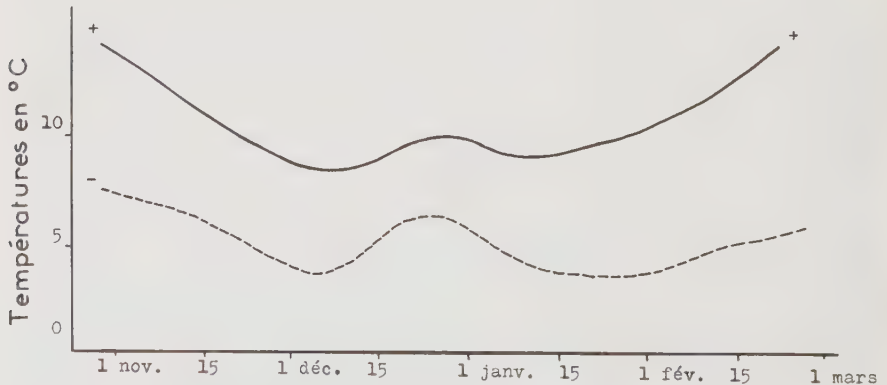


Fig. 4. — Variations des écarts entre les maxima (+) et les minima (—) dans un abri à 0,30 m de profondeur (hiver 1958-1959). En ordonnées : températures en °C. En abscisses : dates.

1958-59 nous montre que :

1) l'écart moyen des maxima et des minima, au cours de la période d'hivernage, est de 6° environ;

2) les variations les plus fortes s'observent au début de l'hiver (7° en nov.), et surtout en fin d'hiver (8° en fév.). A cette époque, les conditions de température sont, en effet, extrêmement variables : il survient encore de fortes gelées nocturnes, mais aussi des journées d'insolation continue;

3) pendant les mois de décembre et de janvier, la valeur moyenne de l'écart est de 5° . La valeur la plus faible (4°) s'observe au moment de longues périodes pluvieuses;

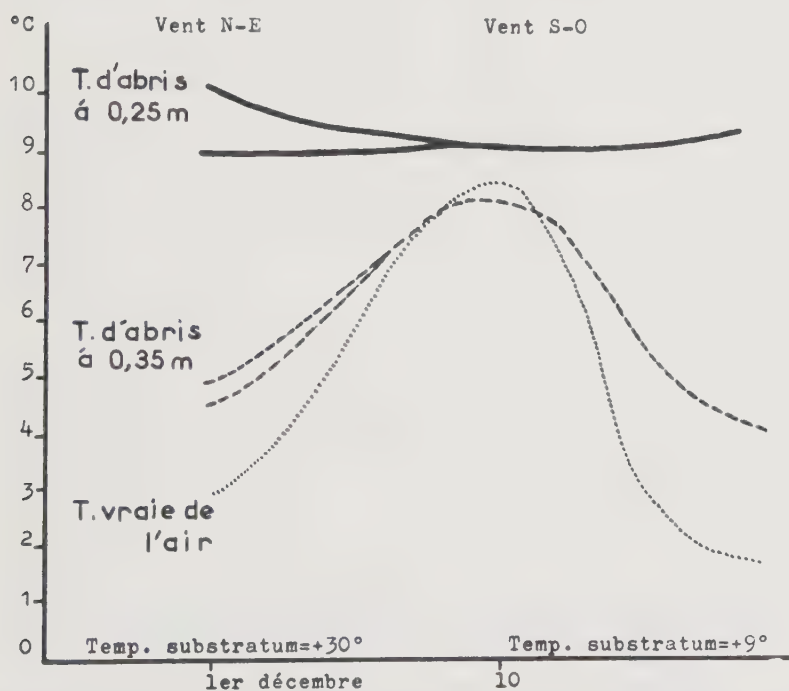


Fig. 5. — Variations des températures des abris suivant deux types de temps, en décembre 1957. En ordonnées : températures en degré C. En abscisses : dates. Température vraie de l'air :; T. d'abris à 0,25 m : ———; T. d'abris à 0,35 m : - - - - -.

4) la température maxima absolue a été atteinte le 27 déc., par temps pluvieux : $+11^{\circ}$; la température maxima de l'air était de $+12^{\circ}$. La température minima absolue a été observée le 6 déc. par forte gelée : $+4^{\circ}$; la température minima de l'air était de -5° .

Les conditions de température à l'intérieur des abris varient, au cours de l'hiver, en fonction de deux facteurs principaux : la température vraie de l'air, et l'insolation (rayonnement solaire direct). Dans le but d'en simplifier l'explication, nous prendrons comme exemple la période du 1^{er} au 10 décembre 1957 (fig. 5). Nous trouvons successivement, pendant cette période, les deux types de conditions climatiques d'hiver :

1^{er} décembre : vent de nord-est froid et sec; insolation continue, après forte gelée nocturne; température maxima diurne de l'air :

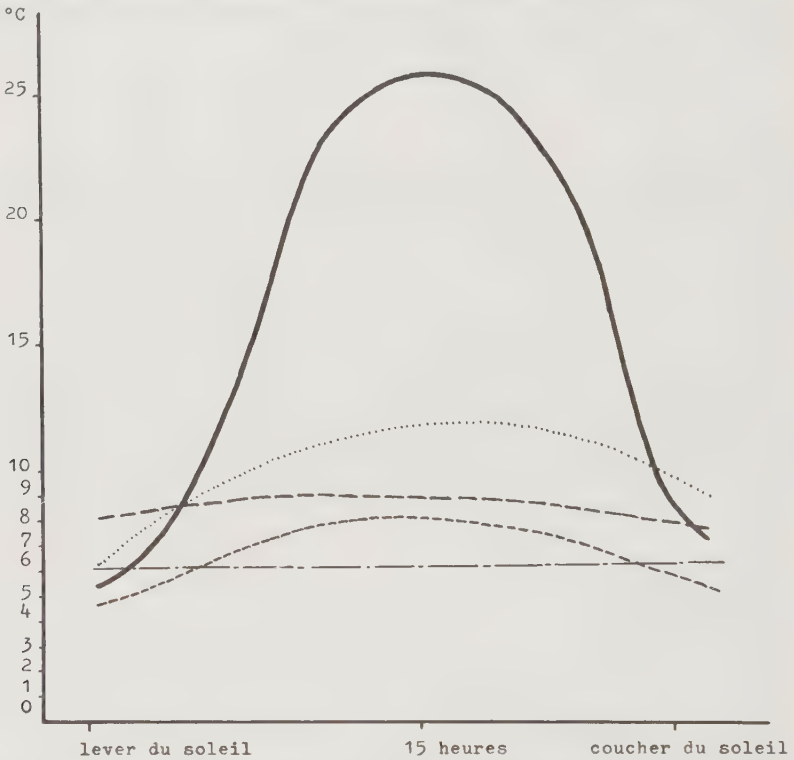


Fig. 6. — Variations des températures diurnes de plusieurs types d'abris, du lever au coucher du soleil le 29 décembre 1957. Insolation continue, vent de sud faible. En ordonnées : températures en degré C. En abscisses : heures. T. vraie de l'air : - - - - -; T. du substratum au soleil : ———; T. d'un abri à 0,35 m : —.—.—; T. d'un abri à 0,25 m : ————; T. sous une pierre à la surface du sol

+ 3°. Le substratum au point de sortie de l'abri, exposé au sud, se trouve complètement abrité du vent, et la température maxima diurne y atteint + 30°. Les abris ont des températures variables

suivant leur profondeur : à 0,35 m la température maxima diurne est de $+4^{\circ}7$ (moyenne de deux abris); à 0,25 m la température maxima diurne est de $+9^{\circ}5$ (moyenne de deux abris).

10 décembre : vent de sud-ouest humide et tiède; insolation nulle, pluie continuelle; température maxima diurne de l'air : $+8^{\circ}5$. Le substratum au point de sortie de l'abri se trouve balayé par le vent de sud-ouest, et sa température est voisine de celle de l'air ($+9^{\circ}$). Les abris montrent peu de différence de température : $+8$ à 0,35 m et $+9^{\circ}$ à 0,25 m.

Nous avons représenté, dans la figure 6, les variations diurnes de ces différentes températures, sous l'influence d'une journée d'insolation continue avec vent de sud faible, le 29 décembre 1957. Deux faits sont mis en évidence :

1) avec une faible variation de la température vraie de l'air ($3^{\circ}5$), on observe un écart considérable de celle du substratum au soleil ($20^{\circ}5$);

2) les températures des abris sont influencées en fonction inverse de leur profondeur : à 0,35 m les variations sont nulles; à 0,25 m elles sont faibles ($0^{\circ}5$); mais elles deviennent importantes dans les abris à la surface du sol, sous une pierre par exemple ($5^{\circ}5$), ceci étant noté à titre de comparaison puisqu'il ne s'agit pas d'un refuge d'hiver.

Nous n'avons pu effectuer, pour des raisons techniques, les mesures de température dans les refuges de grande profondeur, entre 1 et 2 m; toutes les données que nous avons pu recueillir montrent qu'au-delà de 0,50 m de profondeur la température ne varie pratiquement pas, et reste constante à $+8^{\circ}$ environ. En définitive, nous pouvons donc constater que la température des abris d'hivernage varie en fonction de trois facteurs principaux :

1) la profondeur : les variations de température des abris (maxima diurnes surtout) sont inversement proportionnelles à la profondeur de ceux-ci. La température demeure constante ($+8^{\circ}$) au-delà de 0,50 m de profondeur;

2) l'insolation : elle agit par rayonnement solaire direct qui augmente la température du substratum et, en conséquence, celle des abris situés jusqu'à 0,35 m environ. En fait, son action se traduit par une augmentation du maximum diurne;

3) la température moyenne de l'air : en définitive, c'est d'elle que dépend la température moyenne des abris. En outre, la température de l'air peut agir par pénétration directe dans les refuges lorsqu'elle dépasse $+15^{\circ}$, ce cas étant exceptionnel au cours de l'hiver.

La recherche des variations du degré hygrométrique des abris nous a semblé de peu d'intérêt, puisque l'humidité des cavités d'hi-

vernage dans le sol est toujours à saturation. D'ailleurs, l'état des Vipères dont beaucoup sortent au printemps avec une pellicule de boue séchée sur les écailles, suffit à le prouver. Un degré hygrométrique peu élevé est nettement défavorable à l'hivernage, et le séjour dans des abris peu humides entraîne toujours une perte de poids plus importante (SAINT GIRONS, 1952). Selon HOLL et ROOT (1930), cités par GUNN (1942), l'humidité relative d'un abri peut modifier la différence existant entre la température de l'animal et celle de l'air. Chez *Phrynosoma cornutum*, par exemple, la température du corps est inférieure de 0° 4 à celle de l'abri lorsque l'humidité relative est de 7 %, et supérieure de 0° 4 lorsqu'elle atteint 95 %. Les températures cloacales observées chez *V. aspis* dans leurs abris d'hivernage nous ont montré que la température de l'animal et du refuge pouvaient être considérées comme égales, dans des conditions d'humidité voisines de la saturation.

Pendant sa période d'inactivité hivernale *V. aspis* se trouve donc placée dans les conditions suivantes :

Humidité : saturation; *T. moy.* : + 7°5; *T. max.* : + 11°; *T. min.* : + 4°.

Les observations de SAINT GIRONS, effectuées au Nord de la Loire, montrent que la température moyenne est semblable + 8°. Chez *V. berus* au Danemark, VOLSOE estime que les abris sont à environ + 5°. Les températures moyennes auxquelles sont exposées les Vipères se situent par conséquent légèrement au-dessus de leur température minima critique : 4-5° chez *V. berus*, et 5-6° chez *V. aspis* (SAINT GIRONS, 1956). Il est à noter qu'à cette température d'hivernage (+ 6° à + 8°) nous avons toujours observé la persistance du réflexe de défense (cou replié en S et sifflement) lors de l'ouverture des abris. Dans les conditions normales d'hivernage la température léthale (— 2°) n'est certainement jamais atteinte dans les abris où les minima observés sont de + 4°. Les observations effectuées chez *Thamnophis* (BAILEY, 1949) pendant l'hivernage, montrent que la mortalité atteint 100 % dans les abris de 0,30 m de profondeur, où le minimum enregistré était de — 3°8, alors que tous les Serpents survivent lorsqu'ils se trouvent à une profondeur de 0,60 m où le minimum n'est que de — 0°5.

La température maximale de + 11°, observée dans les abris au cours de l'hiver, correspond au minimum volontairement toléré, c'est-à-dire à la température minimale à laquelle les animaux peuvent être observés sortant de leurs abris. Ce fait pourrait peut-être expliquer les sorties effectuées par certaines rares Vipères, en plein hiver, lorsque l'insolation amène la température du substratum aux environs de + 25°.

CHAPITRE III

ACTIVITÉ DE PRINTEMPS

L'activité de printemps de *Vipera aspis*, que nous avons étudiée dans ce chapitre, ne doit pas être interprétée au sens saisonnier strict : il s'agit de la reprise d'activité qui suit la fin de la latence hivernale, et cette période est, plus exactement, pré-vernale. Dans l'étude du comportement de printemps chez *Vipera aspis* (DUGUY, 1958) nous avons été amenés à définir les sorties de printemps comme étant celles qui sont marquées par la présence simultanée de plusieurs Vipères, soit dans un même biotope, soit en des biotopes semblables, situés en plusieurs points d'une même localité explorée. Nous admettons, pour l'instant, que toute Vipère observée isolément avant la date de sortie de printemps ainsi définie peut être considérée comme étant en sortie hivernale. Cette distinction, quoiqu'un peu arbitraire, est cependant nécessaire pour pouvoir fixer une date moyenne à la fin de la période d'hivernage, et pour en rechercher les facteurs écologiques.

1. FIN DE L'HIVERNAGE

Les données fournies par les mesures de température dans les abris, au cours de l'hiver, montrent que le réchauffement de ceux-ci a lieu en février. Au début de ce mois, la température moyenne des abris est de $+7^{\circ}5$, chiffre pratiquement constant chaque hiver. Par contre, son augmentation plus ou moins rapide dépend des conditions climatiques à cette époque, et peut donc varier d'une année à l'autre (fig. 7). En 1959, par exemple, la progression est assez régulière et, au moment des premières sorties (16 fév.) la température atteint $+11^{\circ}$ et s'y maintient jusqu'au 15 mars. Par contre, en 1958, nous observons une augmentation rapide entre le 10 et le 14 février, sous l'influence d'une température de l'air exceptionnellement élevée (18°); mais la température moyenne de $+10^{\circ}$, notée dans les abris à la date des premières sorties (14 fév.) s'abaisse ensuite aussi rapidement qu'elle s'était élevée et sa valeur devient sensiblement égale à celle de la période d'hivernage ($+8^{\circ}$) au début de mars, ce qui n'empêche d'ailleurs pas les sorties de se poursuivre. D'une manière générale, la sortie de printemps se produit lors de l'arrivée des masses d'air continentales sèches, en fin d'hiver, par vent de nord-est. Trois fois, sur douze années, nous

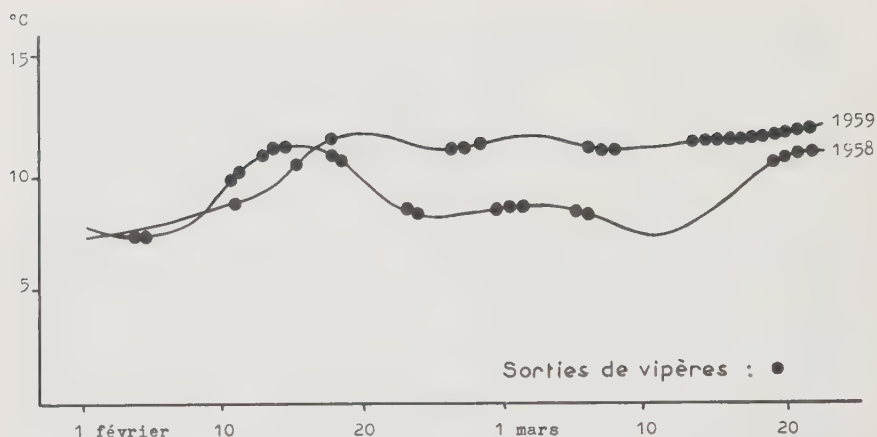


Fig. 7. — Variations des températures des abris (moyenne des maxima diurnes de 4 abris) en février 1958 et 1959. En ordonnées : températures en degré C. En abscisse : dates.

avons observé les sorties par vent de Sud. Cette dernière orientation pourrait paraître plus favorable aux sorties en raison de la tiédeur de l'air, alors qu'en fait les Vipères sortent dans de meilleures conditions par vent de N-E. Ce fait est dû à l'orientation vers le Sud de tous les points d'hivernage qui se trouvent ainsi parfaitement abrités des vents froids de N-E. Nous avons porté dans la figure 8

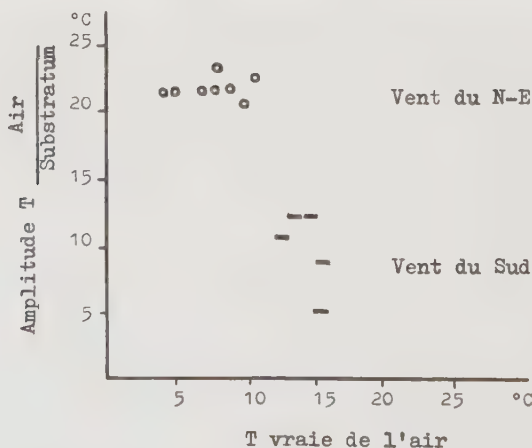


Fig. 8. — Variations de l'écart entre la température de l'air et celle du substratum au soleil par vent de Nord-Est et par vent de Sud. En ordonnées : amplitude entre la température du substratum et celle de l'air. En abscisses : température vraie de l'air. Vent de N-E : ○; Vent de Sud : +.

des exemples des variations de température du substratum avec celle de l'air, suivant ces deux types d'orientation du vent. L'écart entre ces températures peut être fixé, approximativement, à 10° dans le cas de sorties par vent de Sud, et à 20° lorsque ces sorties ont lieu par vent de Nord-Est.

L'ensemble des observations effectuées dans la nature nous permet de constater qu'au moment des premières sorties les conditions de température sont les suivantes :

1) la température moyenne (maxima diurne) des abris se situe à + 10°, environ;

2) la température maxima diurne du substratum au soleil dépasse + 25°;

3) la température vraie de l'air est très variable suivant la direction du vent. Son amplitude avec la température du substratum au soleil peut varier de 10° (vent de Sud) à 20° (vent de N-E).

Il est évident que la fin de la période d'hivernage est sous la dépendance de ces trois facteurs, dont les valeurs respectives sont d'inégale importance. Le fait que l'on puisse observer indifféremment des températures de l'air de + 8° ou de + 18°, au moment des premières sorties, semble suffisamment explicite pour montrer que l'influence directe de ce facteur peut être considérée comme nulle. Tout au plus, son action se fait-elle sentir indirectement, par réchauffement rapide du sol, mais seulement lorsque la température de l'air se situe entre + 15° et + 20°.

Nous avons constaté que la température cloacale des Vipères variait en fonction directe de la température du substratum, tout au moins au moment des premières sorties (fig. 9). D'autre part, les sorties n'ont lieu que lorsque la température maxima diurne du substratum dépasse + 25°, et se trouve donc assez proche de l'optimum thermique de *V. aspis* (+ 29°); la température clocale des animaux enroulés au soleil lors de leurs premières sorties est, le plus souvent, de + 27°. Ces températures ne peuvent donc être atteintes, en février, que sous l'influence du rayonnement solaire direct puisque la température de l'air en est encore très éloignée. Il convient de souligner le rôle important des couches de feuilles mortes dans l'augmentation de la température du substratum au soleil : c'est à leur niveau, en effet, que l'on observe les températures diurnes les plus élevées (GEIGER, 1950), et ceci explique en partie la préférence marquée des Vipères pour ce type de substratum. En dernière analyse, c'est donc l'insolation qui demeure le facteur écologique principal et permet, ou non, aux Vipères de sortir de leurs abris.

Nous avons vu, qu'à l'intérieur de ceux-ci, les températures variaient en fonction inverse de la profondeur des refuges d'hiver-

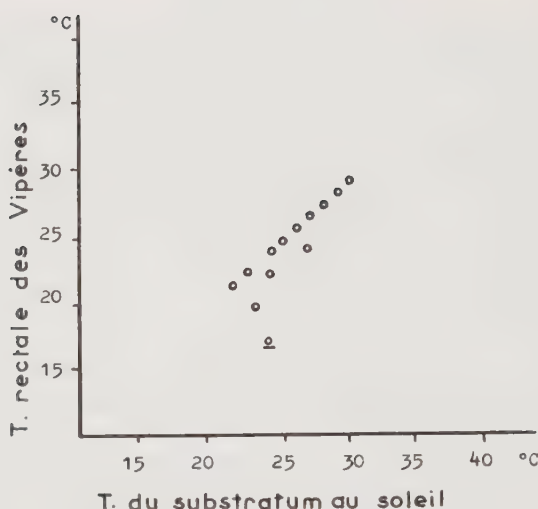


Fig. 9. — Variations de la température rectale de *V. aspis* en fonction de celle du substratum au soleil. En ordonnées : température rectale des Vipères. En abscisses : température du substratum au soleil (Q : Vipère sortie depuis — de 5 mn).

nage. Au moment des premières sorties, deux cas sont à envisager :

1) dans les refuges situés à moins de 0,50 m de profondeur, la température est conditionnée par la température moyenne du sol. Les températures maxima diurnes y sont d'autant plus élevées que l'abri est moins profond; de plus, dans le cas d'abris superficiels (0,25 m, environ), la température vraie de l'air peut devenir un facteur supplémentaire de réchauffement, lorsqu'elle dépasse $+ 15^{\circ}$.

2) à partir de 0,50 m, c'est-à-dire dans les lieux d'hivernage qui peuvent se trouver à une profondeur de 1 ou 2 m, la température des abris ne subit aucune variation au moment des premières sorties, et se maintient à $+ 8^{\circ}$.

Nous avons montré, en observant les maxima diurnes de plusieurs abris, que la température était de $+ 10^{\circ}$, en moyenne, au moment des premières sorties. Ceci confirme les résultats obtenus par SAINT GIRONS sur *V. aspis* ($+ 10^{\circ}$), et l'estimation proposée par VOLSOE pour *V. berus* au Danemark ($+ 8^{\circ}$ à 10°). Au moment de la reprise d'activité de printemps, la température des abris est donc très voisine du minimum volontairement toléré (11°) par *V. aspis*; ce fait permet de formuler l'hypothèse d'un seuil thermique qui pourrait déterminer la fin de l'hivernage. Mais nous ne pensons pas que cette explication soit valable, et ceci pour deux raisons :

— d'abord parce que les premières sorties peuvent commencer,

ou se poursuivre, lorsque la température des abris n'est que de $+ 8^{\circ}$ et par conséquent voisine de la température moyenne de la période d'hivernage ($+ 7^{\circ}5$) : un exemple nous en est donné par le début de mars 1958 (fig. 7).

— ensuite, parce qu'à l'intérieur des lieux d'hivernage situés plus profondément dans le sol il n'y a pas de variation de température à cette époque : en conséquence, les Vipères qui en sortent ne peuvent avoir été stimulées par une augmentation de température.

Par contre, nous pouvons constater que les conditions de température dans lesquelles s'effectuent les sorties de printemps sont nettement différentes de celles observées au moment de l'entrée en hivernage :

dernières sorties (fin octobre) :

— temp. moyenne des abris : $+ 13^{\circ}$; temp. du substratum soleil : $+ 30^{\circ}$.

premières sorties (fin février) :

— temp. moyenne des abris : $+ 10^{\circ}$; temp. du substratum soleil : $+ 27^{\circ}$.

Pour *V. aspis* cela signifie qu'au moment des dernières sorties le substratum au soleil peut atteindre, ou dépasser, son optimum thermique ($+ 29$), alors qu'au moment des premières sorties il est, le plus souvent, inférieur à cette température ($+ 27^{\circ}$). L'existence d'une variation saisonnière du minimum volontairement toléré a été signalée par SAINT GIRONS (1955) chez *Lacerta viridis*, *Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*, et *Vipera latastei*. Chez cette dernière ce phénomène est nettement marqué : la température minima volontairement tolérée s'élève de $+ 7^{\circ}$ en mars, à $+ 15^{\circ}$ en septembre, comme si les animaux s'habituait à la chaleur; elle s'abaisse ensuite, en octobre, jusqu'à 11° mais garde une valeur nettement supérieure à celle observée en mars. Des observations du même ordre, effectuées par KLAUBER (1956) chez les Crotales, mettent en valeur des variations semblables.

Un autre facteur de la durée du cycle d'activité est à envisager : il s'agit de la longueur du jour. Nous avons en effet remarqué qu'au moment des premières sorties, au printemps, et des dernières, en automne, la durée de l'insolation était sensiblement la même. Prenons l'exemple de l'hiver 1958-59 : une sortie de plusieurs Vipères eut lieu le 25 février (durée du jour = 10 h 46); l'une des dernières sorties, d'importance numérique analogue, se fit le 18 octobre (durée du jour = 10 h 43).

La durée de la latence hivernale semble varier également, et de façon bien marquée, suivant la latitude : au Danemark, la latence hivernale de *V. berus* dure, en moyenne, 150 jours (VOLSOE,

1944); chez *V. aspis*, au nord de la Loire, elle est voisine de 140 jours (SAINT GIRONS, 1952); mais au Sud de la Loire sa durée n'est que de 110 jours, en moyenne. Dans ces dernières localités nous avons d'ailleurs observé des différences annuelles bien marquées, pouvant dépasser 30 jours :

— hiver 1956-57 : 97 jours — hiver 1957-58 : 109 jours
— hiver 1958-59 : 106 jours — hiver 1959-60 : 131 jours.

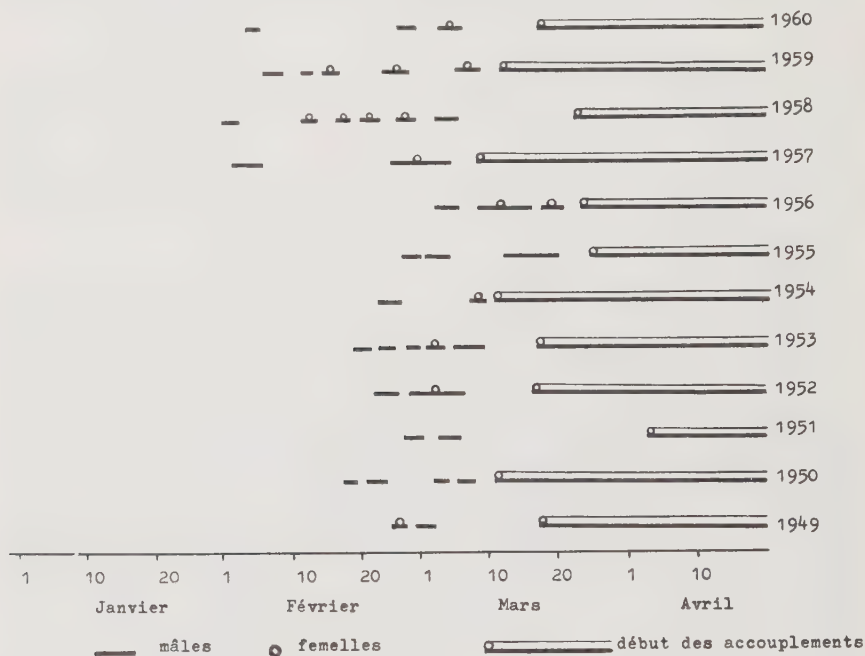


FIG. 10. — Premières sorties de *V. aspis* dans la nature (1949 à 1960). Mâles : — ; Femelles : ● ; sorties continues de femelles et de mâles : ==.

Nous avons porté, sur la figure 10, les dates des premières sorties de 1949 à 1960, dont l'examen d'ensemble fait apparaître certains faits :

1) Il existe une constance annuelle marquée : la fin de la période d'hivernage se situe, en moyenne, dans la seconde quinzaine de février.

2) Lorsque le mois de février présente des conditions climatiques anormales, les dates des sorties sont nettement modifiées. Nous n'en citerons que deux exemples :

— en 1956 : 1^{re} sortie le 5 mars, en raison de la rigueur extrême de la fin de l'hiver; la température moyenne de février

était de $-1^{\circ}53$, alors que la moyenne habituelle est de $+5^{\circ}41$ (observatoire de Nantes);

— en 1957 : 1^{res} sorties pendant quatre jours consécutifs, les 2, 3, 4 et 5 févr.; la température moyenne était de $+14^{\circ}5$, et n'avait jamais été observée dans la région nantaise.

3) Les sorties observées pendant la première quinzaine de février doivent être interprétées de deux façons différentes :

— lorsqu'elles sont provoquées par des températures exceptionnellement favorables (1957, 1958, 1959), il s'agit d'une précocité des premières sorties;

— lorsqu'elles sont observées avec des températures saisonnières normales, il peut s'agir d'une Vipère qui, isolément, se trouve placée dans des conditions écologiques favorables (1960). De ce fait, l'observation est à rapprocher des sorties exceptionnelles d'hiver, observées en janvier, par exemple.

4) Des sorties importantes existent toujours entre le 25 fév. et le 1^{er} mars. C'est une règle que nous avons vérifiée dans les 3/4 des cas (9 années sur 12); il existe vraisemblablement, à cette date, un facteur climatique tendant à reproduire annuellement les mêmes conditions de température et d'insolation.

Dans l'Ouest de la France, la Vipère aspic reprend son activité nettement avant les Colubridés. On observe cependant des *Natrix natrix* et des *Natrix maura* sorties peu de temps après les Vipères, mais en beaucoup moins grand nombre; quant à la Coronelle lisse et à la Couleuvre d'Esculape, elles n'apparaissent qu'un mois plus tard environ. Nous avons constaté dans les notes de ROLLINAT (1891-1931) que les premières sorties des Vipères avaient lieu aux mêmes dates à Argenton-sur-Creuse (Indre) que dans nos localités explorées, ces deux régions étant distantes de 200 km. Une reprise d'activité dès la fin de février avait déjà été signalée chez les Vipères de Vendée et de Loire-Atlantique par VIAUD-GRAND-MARAIS (1867).

En résumé, l'ensemble de ces observations met en valeur un facteur dominant : l'insolation. C'est là que réside la condition essentielle et absolument indispensable à la reprise d'activité après la latence hivernale, chez *Vipera aspis*.

2. COMPORTEMENT DE PRINTEMPS

L'observation de *Vipera aspis* à l'état sauvage nous a montré que la reprise d'activité printanière se déroulait, chaque année, suivant un processus identique : c'est ce que nous avons essayé de définir sous le terme de « *comportement de printemps* », et d'interpréter en fonction de données écologiques.

Pendant leurs premières sorties les Vipères se lovent le plus près possible de leurs abris, tout en recherchant le maximum de chaleur. On peut alors se rendre compte avec quel soin elles s'installent pour assurer leur « *thermorégulation écologique* » (COWLES et BOGERT, 1944; SAINT GIRONS, 1956). Lorsque la sortie se produit avec des vents de secteur nord-est, on observe des Vipères sur des espaces de sol nu, ou recouvert de quelques feuilles mortes. Au contraire, lorsque les lieux de sortie sont exposés au vent de Sud, on les voit rechercher les places où elles sont abritées du vent. Elles sont enroulées en cercles concentriques avec la tête reposant au milieu, ce qui leur permet d'absorber le maximum de chaleur, à la fois par rayonnement direct et par contact avec le substratum. Chez *Vipera aspis*, cependant, nous n'avons jamais observé d'aplatissement du corps en ruban (par extension des côtes) comme nous

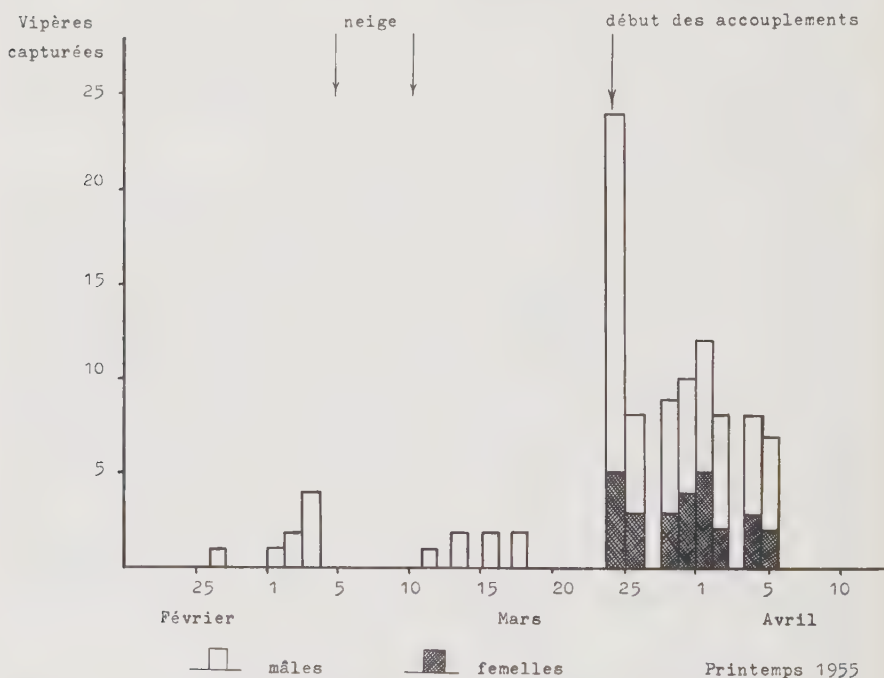


Fig. 11. — Progression des sorties de *V. aspis* en mars 1955 à la lisière sud-est d'un coteau. En ordonnées : nombre de Vipères sorties. En abscisses : dates.

l'avons noté chez *V. berus* au printemps. Les sorties ont lieu généralement vers midi, et durent deux ou trois heures, sans déplacement de l'animal.

Les places de sortie, situées à la bordure inférieure des taillis le long des côteaux, offrent les mêmes conditions que les haies. Elles sont encore mieux protégées des vents de N-E, et nous y avons noté des températures de l'air supérieures de 1 ou 2° à celles des haies. Par contre, la température du substratum au soleil ne varie pratiquement pas. Ces lisières de côteaux sont souvent coupées d'éboulis pierreux : nous avons toujours observé une nette préférence pour le substratum terre — plus ou moins couverte de feuilles mortes —, et cela même chez des Vipères qui venaient de sortir d'abris sous les pierres. Nous citerons cependant le cas d'une bête qui, pour s'abriter du vent de Sud, s'était presque complètement enfouie dans une couche de feuilles mortes recouvrant une large pierre. Presque toujours les premières sorties sont rapidement interrompues, au bout de quelques jours, par un changement de temps : soit retour au froid, soit période pluvieuse. Mais, dès que les conditions climatiques le permettent, on les voit reprendre immédiatement. Mêmes les rares années où elles sont interrompues par une chute de neige, on observe à nouveau des Vipères au soleil alors que des plaques de neige persistent encore (ex. : 1955, fig. 11).

Les premières sorties, comme les toutes dernières en automne sont composées uniquement de mâles : ce fait a été également observé chez *V. berus* en Angleterre (SMITH, 1951), et en Finlande (VAINIO, cité par VOLSOE, 1944), ainsi que chez les Crotales (KLAUBER, 1956). Ce mode de sortie semble d'ailleurs fréquent chez les Reptiles et les Amphibiens : *Natrix natrix* et *Coronella austriaca* (ROLLINAT, 1891-1931), *Lacerta vivipara* (SMITH, 1951), *Salamandra atra* (VILTER, LUGAND, REYMOND, 1959).

Le nombre important de captures de *V. aspis* nous a fourni les données nécessaires pour traduire le mode d'activité, différent suivant le sexe, à cette époque. Dans la figure 12 ont été notés les pourcentages de mâles et de femelles, capturées de 1949 à 1960. Nous pouvons constater l'augmentation à peu près régulière du pourcentage des femelles pendant les quatre premiers mois de l'année, avec deux périodes où il s'élève plus rapidement : au moment des accouplements et de l'ovulation. Un pourcentage apparent des sexes voisin de 50 % est donc atteint entre l'accouplement et l'ovulation (1); mais nous devons faire remarquer qu'il s'agit ici de Vipères capturées et que, les mâles se déplaçant beaucoup au moment des accouplements, se font plus facilement voir et capturer que les femelles. En se fondant sur le nombre des Vipères réellement sorties, et non sur celui des captures, on peut considérer que

(1) Chez *V. aspis* on peut considérer que, dans la nature, les sexes sont à égalité numérique (SAINT GIRONS, 1947); il en est de même pour *V. berus* (VOLSOE, 1944).

la totalité des femelles est sortie vers la fin de la période des accouplements.

Pendant les premiers jours de sortie, les mâles ont un comportement spécial : leur activité réduite est commandée par la recherche d'une place pouvant leur donner le maximum de chaleur. Ce besoin domine nettement les autres : on voit ces Vipères s'exposer sur des endroits relativement nus, sans manifester la pru-

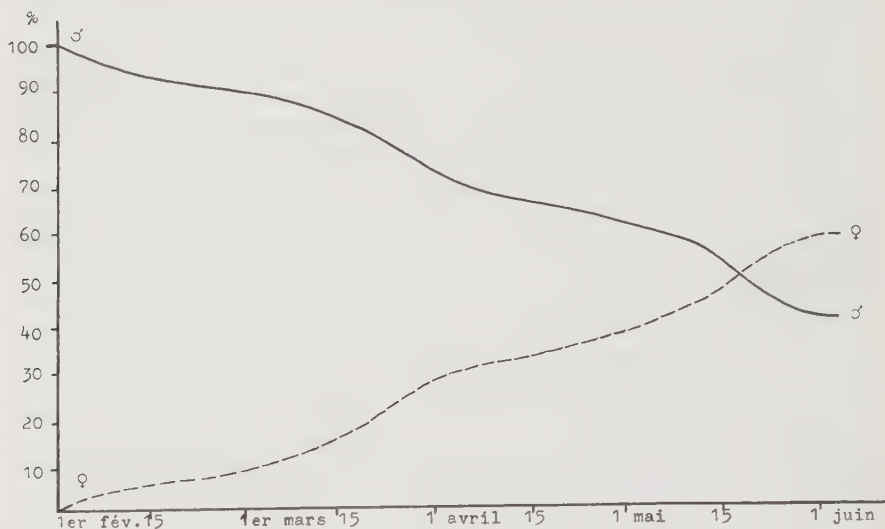


Fig. 12. — Variations du pourcentage des captures de mâles et de femelles au printemps. Total des captures (1949 à 1960) : 1 230; mâles : 931; femelles : 299. En ordonnées : pourcentages. En abscisses : dates.

dence habituelle qui leur fait rechercher la proximité d'un couvert. On observe souvent, parmi les individus sortis, des Vipères dont la teinte terreuse se confond parfaitement avec le substratum : cet aspect est dû à une fine pellicule de boue séchée qui se dépose sur les écailles pendant le séjour hivernal dans des abris très humides. Il est également très fréquent de trouver des mâles exposés au soleil à quelques dizaines de centimètres les uns des autres; nous en avons même observé, à plusieurs reprises, enroulés l'un contre l'autre ou l'un sur l'autre. Cette attitude est assez spéciale et marque presque toujours les sorties de printemps : les animaux observés gardent cette position pendant une heure ou deux, sans déplacements, et il est évident qu'il ne s'agit pas d'un début d'activité sexuelle (lutttes de mâles), qui n'auront lieu que plus tard. Nous avons d'ailleurs noté cette juxtaposition de deux individus, à la

même époque, entre espèces différentes : dans un cas il s'agissait de *Natrix natrix* et *V. berus*, dans deux autres de *N. natrix* et *V. aspis*. Il semble que ces groupements de mâles, provoqués par la recherche d'une température voisine de leur optimum thermique, soient une simple juxtaposition, dans un microclimat convenable. L'individualisme habituel de *V. aspis*, et sa tendance à l'isolement, seraient ici masqués par un *facteur écologique de groupement* (GUIBÉ et SAINT GIRONS, 1955). Cette densité de Vipères en certains points de sortie peut être également en rapport avec une agglomération d'animaux pendant l'hiver dans les lieux d'hivernage.

Après quelques jours d'activité, limitée à de longues stations au soleil, les mâles commencent à se déplacer. La durée de leurs sorties augmente et se partage en petits déplacements à l'intérieur des haies et en arrêts dans des places bien exposées. La recherche des proies ne semble nullement être la cause de ce début d'activité, car les mâles ne se nourrissent pas à cette époque. Il est évident que ces déplacements sont provoqués par la reprise de l'activité sexuelle puisque l'on observe alors les premières luttes de mâles. Elles ne sont pas liées à la possession d'une femelle : elles ont lieu, en effet, alors que les femelles ne sont pas encore sorties.

Il convient d'insister sur le fait que l'activité de printemps, chez les mâles, présente deux phases successives : la première est passive, essentiellement liée à la thermorégulation, et la seconde est dominée par l'activité sexuelle. La durée de la première varie suivant la date des premières sorties : lorsqu'elles sont précoces les mâles peuvent rester presque un mois sans donner signe d'activité sexuelle; inversement, cette période peut être assez courte si les Vipères sortent tardivement. Mais elle existe dans tous les cas et jamais un mâle de *V. aspis* ne donne de signes d'activité sexuelle au moment de ses premières sorties. Un comportement analogue, marqué par une période *préparatoire*, précédant d'une dizaine de jours l'activité sexuelle, a été signalée chez la Salamandre noire sortie sur les névés au printemps (VILTER, LUGAND, REYMOND, 1959).

Il est difficile de fixer de façon certaine les premières sorties des jeunes : les vipéreux pondus l'été précédent, et sortant de leur premier hivernage, sont en effet difficilement visibles. D'après nos observations, nous estimons que leur apparition se situe entre les premières sorties des mâles et celle des femelles. Ces dernières commencent à sortir à peu près au moment où se manifestent les premiers signes d'activité sexuelle chez les mâles, mais leur mode de sortie est beaucoup moins régulier. Nous avons observé, par exemple, des femelles apparues isolément peu après les premières sorties des mâles, en février; en général leur hivernage prend fin dans la première quinzaine de mars. Nous avons porté, dans la

figure 12, la progression des sorties au printemps 1955 dans un biotope donné (lisière sud-est d'un taillis à flanc de coteau). Nous pouvons constater que tous les mâles sont déjà sortis lorsque les femelles font leur apparition. Ils manifestent visiblement un début d'activité sexuelle vers cette époque et c'est la sortie des femelles qui détermine la période des accouplements de printemps. Presque toujours on voit les femelles sortir peu à peu au cours du mois de mars : les accouplements ont donc lieu à des dates très variables, du début de mars au début d'avril. Signalons en outre que :

— l'accouplement le plus précoce a été constaté le 5 mars 1953 : les premières sorties de mâles avaient eu lieu le 20 février;

— en 1955 un couple est observé en préliminaire d'accouplement le 25 mars : l'accouplement a été ensuite constaté le 26, 29, 30, 31 mars, 1^{er}, 3, et 4 avril. Sa position, à la bordure d'un taillis variait seulement dans un rayon de 40 centimètres.

Les lieux de sortie présentent, pendant la période des accouplements, un aspect tout à fait inhabituel. L'apparition simultanée de toutes les Vipères vivant dans un même biotope donne l'apparence d'une invasion de Reptiles. Ce fait est particulièrement net à la lisière inférieure des coteaux orientés sud-est où la densité redevient normale dès le début d'avril. On peut rechercher l'explication de ce groupement en fonction de trois facteurs principaux : la température, l'activité sexuelle, et les lieux d'hivernage.

Nous avons vu que les rassemblements de mâles, au cours des premières sorties, étaient liés à la recherche d'un microclimat convenable. Il est certain que les lisières S-E des coteaux et des taillis offrent des conditions optimales de température, et que les Vipères peuvent y assurer au mieux leur thermorégulation écologique. Pour donner une explication en fonction du facteur température il faudrait admettre que les Vipères, hibernant çà et là dans les coteaux, fassent à leurs premières sorties un déplacement en masse vers ces lieux biens exposés. Ce déplacement dépasserait leur domaine et serait une extension temporaire de leur espace vital; aucune observation ne nous permet d'étayer cette hypothèse.

L'aspect des lieux de sortie au moment de l'activité sexuelle de printemps, évoque la possibilité de lieux d'accouplement. Dans ce cas, la population d'une certaine partie de la localité envisagée ferait une migration vers ces places annuellement retrouvées, à la manière des Crapauds. D'après le comportement observé chez les mâles pendant leurs premières sorties il est difficile d'imaginer un déplacement à cette époque. Chez *Lacerta vivipara* en Angleterre, SMITH (1951) signale la formation de groupements, lorsque les conditions sont favorables, qui disparaissent après la période d'accouplement. Le problème est le même que chez *Vipera aspis* : y a-t-il

une augmentation de densité dans certaines places, en vue de l'accouplement, ou bien se produit-il une activité sexuelle localement plus importante parce que la densité des Vipères y est plus élevée ?

La troisième hypothèse est celle de lieux d'hivernage. Les localités où nous constatons les plus fortes densités de Vipères au printemps présentent évidemment d'excellentes conditions pour l'hivernage. Comme nous l'avons signalé précédemment, c'est dans de tels biotopes que l'on peut trouver des abris d'hiver profondément situés; l'importance de leurs cavités leur permet d'abriter de nombreux Reptiles, et ceci expliquerait parfaitement la présence d'un grand nombre de Vipères au niveau de leurs points de sorties.

En résumé, les points de densité importante de *V. aspis* au printemps peuvent s'expliquer :

— soit du fait d'une migration de printemps vers ces lieux : recherche de conditions de température favorables, ou recherche de lieux d'accouplement.

— soit par une migration pré-hivernale vers des abris d'hivernage favorables.

Toutefois, il se produit au printemps de petits déplacements de mâles pouvant amener la formation de petits groupements; précisons d'ailleurs que ces déplacements sont assez faibles, de l'ordre de quelques dizaines de mètres. Les observations de SAINT GIRONS sur ce sujet sont identiques : les déplacements sont d'une vingtaine de mètres, en moyenne, et de 45 m au maximum. Ces rassemblements, plus faibles, sont caractérisés par leur présence au moment des accouplements, et non des premières sorties de printemps.

Une étude de SAINT GIRONS (1949), dans une région voisine de la nôtre (80 km au Nord), fait apparaître un retard très marqué (2 à 4 semaines) dans les premières sorties. Par contre la période d'accouplement se prolonge jusqu'en mai; sur ce dernier point, toutefois, nos observations personnelles manquent de précision à partir du 15 avril : le développement de la végétation rend en effet très difficile l'observation des Vipères en avril et mai. Ces variations de dates sont vraisemblablement en rapport avec la différence de climat, nettement accusée au Nord de la Loire.

Nous devons insister sur le fait qu'il existe une différence fondamentale entre les deux périodes annuelles d'accouplement. La première, vernale, se produit chaque année régulièrement. Un printemps froid ou humide peut la retarder, ou même la réduire, mais ne la supprime jamais. L'activité sexuelle très marquée au printemps et l'augmentation rapide de la température font qu'il existe toujours une période où les accouplements sont possibles. La seconde

période, automnale, est au contraire très irrégulière : l'activité sexuelle est beaucoup moins importante à cette époque qui, en outre, est très proche de l'entrée en hivernage. En définitive, elle est étroitement liée à un facteur écologique : elle existe, ou n'existe pas, suivant que les conditions climatiques de l'automne sont favorables ou non.

Par ailleurs, la comparaison schématique entre la fin de la période d'activité, et son début au printemps, montre quelque similitude :

Printemps : 1^{res} sorties - thermorégulation - nourriture - activité sexuelle.

Automne : activité sexuelle - nourriture - thermorégulation - fin des sorties.

Nous pouvons donc constater qu'il s'agit du même processus, mais qui se trouve inversé. La symétrie entre le début et la fin de l'activité chez *V. aspis* serait presque complète si ces deux périodes étaient d'égale longueur ; mais il existe une différence marquée dans leurs durées respectives : celle d'automne dure environ un mois, alors que celle de printemps s'étend généralement sur un mois et demi.

DISCUSSION

L'étude du cycle annuel de *Vipera aspis*, dans la nature, montre qu'une part très importante de son activité demeure liée à la thermorégulation écologique. Les principales données de celle-ci nous sont connues : optimum thermique, minimum volontairement toléré, maximum volontairement toléré, etc. ; aussi le problème consistait-il, en fait, à rechercher si ces mêmes données sont valables au moment où l'activité commence, et à celui où elle se termine.

En automne, nous avons constaté que la température moyenne des abris (+ 13°) était supérieure au minimum volontairement toléré (+ 11°) ; de même que la température du substratum au soleil (+ 30°) était égale ou légèrement supérieure à l'optimum thermique (+ 29°). Tout se passe donc, du point de vue écologique, comme si les Vipères ne pouvaient plus supporter de déficit thermique et avaient une sensibilité thermique modifiée, à cette époque, puisque quelques jours d'insolation nulle à la fin d'octobre entraînent le début de l'hivernage. Ce fait tend également à prouver que, si un stimulus climatique existe alors, il ne peut agir que par l'intermédiaire de l'insolation qui modifie la température du substratum. La température des abris ne s'abaisse, en effet, qu'après l'entrée en hivernage ; d'autre part, la température de l'air est beaucoup trop variable pour avoir une action directe sur les sorties des Vipères.

Les conditions de température dans lesquelles s'observent les rares sorties pendant les mois d'hiver diffèrent de celles d'automne; elles sont beaucoup plus semblables à celles du printemps, notamment en ce qui concerne la température du substratum ($+ 25^{\circ}$), nettement inférieure à l'optimum thermique ($+ 29^{\circ}$). Ici encore, nous pouvons constater que ces sorties n'ont lieu que les jours d'insolation continue, et leur interprétation peut être envisagée suivant deux hypothèses :

— ou bien il s'agit de sujets qui hibernent dans des abris où la température s'élève rapidement, lors de journées d'insolation continue;

— ou bien de Vipères, se trouvant dans des abris d'hivernage où les conditions sont normales, mais qui ont un cycle annuel différent du cycle type de *V. aspis*.

Il est certain que la température maxima diurne de certains abris peu profonds s'élève en fonction directe de l'insolation, et qu'elle peut dépasser le minimum volontairement toléré ($+ 11^{\circ}$). En fin décembre, par exemple, la température sous une pierre était de $+ 12^{\circ}$, celle de l'air de $+ 8^{\circ}$, celle du substratum de $+ 26^{\circ}$. Nous trouvons ici un ensemble de conditions qui, indiscutablement permettent aux Vipères de sortir; malgré cela, les observations en décembre sont tout à fait exceptionnelles, alors qu'en février, avec des conditions analogues de température, s'observent les premières sorties de printemps. Une solution satisfaisante de ce problème ne peut être proposée qu'après avoir pris connaissance des données sur la physiologie des Vipères en hivernage.

La reprise d'activité printanière, chez les Reptiles en général, a toujours été assimilée à celle des hibernants vrais (Marmotte, Lérot, Loir, etc.). Nous avons montré comment s'effectuait la thermorégulation écologique, ainsi que le rôle dominant qu'elle jouait au moment des premières sorties de *V. aspis*. Ces différentes données mettent en valeur un fait important : les conditions de température de l'activité de printemps sont nettement inférieures à celles qui définissent l'activité normale du cycle annuel. Ce seul fait tend à prouver que les besoins thermiques peuvent être légèrement modifiés suivant les périodes de l'année, et surtout qu'un déficit thermique sera volontairement toléré au printemps alors qu'il ne le sera pas en automne. De même, il semble que les mâles supportent beaucoup plus facilement un déficit thermique que les femelles, ce qui entraîne une différence marquée, suivant le sexe, dans leur cycle d'activité : les mâles sont les premiers sortis et les derniers rentrés, et les femelles les dernières sorties et les premières rentrées.

Tout ceci rend assez difficile l'explication de la fin de la latence hivernale en fonction des seuls facteurs écologiques. Certes, il se

produit à cette période un réchauffement de la température de l'air et de celle des abris, mais nous avons vu que l'influence de ces deux facteurs n'était pas très marquée au printemps : l'action directe de la température de l'air sur les sorties est presque nulle, et celle des abris relativement peu importante puisqu'elle est indifféremment voisine du minimum volontairement toléré ($+ 11^{\circ}$) ou de la température moyenne de la latence hivernale ($+ 7^{\circ}5$). D'ailleurs, la constance de la température ($+ 8^{\circ}$) dans les abris profonds ne permet pas d'envisager, dans ce cas, un stimulus de cet ordre : pourtant les sorties printanières s'y effectuent aux mêmes dates que dans les autres abris.

Le seul facteur écologique dont l'action est indiscutable est représenté par l'insolation. Nous avons vu que sa présence est absolument indispensable aux sorties, et qu'il en résulte que la durée de la latence hivernale est très étroitement liée à son influence. On peut même affirmer que, tant que la température (maxima diurne) du substratum ne dépasse pas 25° , il ne peut y avoir de sorties et que l'hivernage se prolonge d'autant. L'importance du rôle joué par l'insolation est souligné lorsqu'on met en parallèle les phases essentielles du cycle annuel de *Vipera aspis* — début et fin de la latence hivernale, période d'accouplement de printemps et d'automne et la longueur du jour (fig. 13).

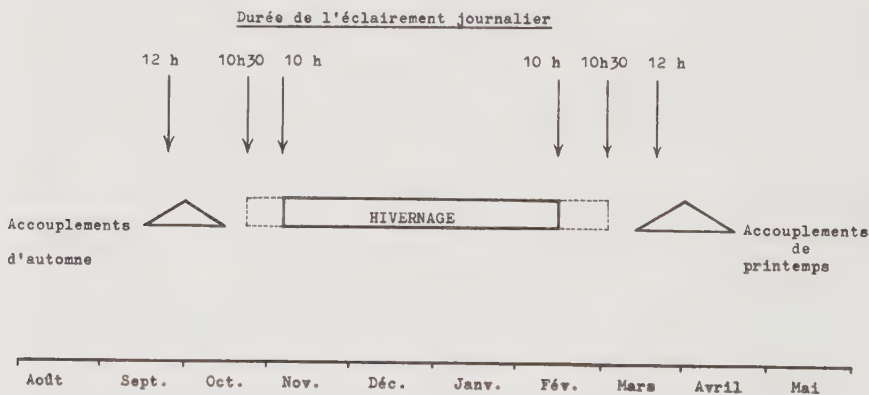


Fig. 13. — Cycle annuel de *V. aspis* comparé à la longueur de l'éclairement diurne.

On constate, en effet, que les premières sorties — en février —, et les dernières — en octobre —, se produisent toujours lorsque la durée du jour est comprise entre 10 h et 10 h 30. Il est, en outre, intéressant de noter que les deux périodes d'accouplement sont sensiblement centrées sur l'équinoxe de printemps et sur celui

d'automne. Toutefois, nous ne pouvons pas conclure que l'insolation agit comme un stimulus déterminant le début et la fin de l'hivernage. Son influence s'exerce essentiellement sur la température du substratum, permettant ainsi aux Vipères de séjourner hors de leurs abris. Mais il est bien évident qu'il ne peut avoir d'influence sur les Vipères à l'intérieur des abris, et il est nécessaire d'admettre qu'il y a déjà une motivation chez ces Vipères qui apparaissent à l'entrée de leurs refuges.

En définitive, les données d'écologie sur la latence hivernale de *Vipera aspis* dans la nature montrent que ni la température vraie de l'air, ni celle des abris d'hiver, n'ont d'influence sur le début et la fin de l'hivernage, et que l'insolation est le seul facteur écologique dont l'action directe puisse être mise en évidence. En outre, la différence que l'on observe dans la durée de la latence hivernale, suivant le sexe, ainsi que l'inégalité des températures supportées par les Vipères au début et à la fin de leur période d'activité, sont inexplicables en fonction des seuls facteurs écologiques.

DEUXIÈME PARTIE

INTRODUCTION

L'étude du cycle annuel des Reptiles a été abordée, dans la majorité des travaux, sous l'angle de la physiologie sexuelle, aussi le cycle reproductif des Reptiles est-il actuellement bien connu chez de nombreuses espèces, notamment chez *Vipera aspis*. Il n'en est pas de même en ce qui concerne le sang et la plupart des glandes endocrines, dont les variations annuelles sont pratiquement ignorées, chez les Serpents, ou connues de manière très fragmentaire. D'autre part, les travaux qui leur ont été consacrés intéressent des Reptiles d'écologie très différente et il est difficile, en se fondant sur ces données éparses, de faire la synthèse du cycle biologique des Serpents. Il apparaît, en outre, que les divergences d'opinions exprimées par les auteurs résident assez souvent dans l'imprécision du stade d'activité des animaux d'expériences : c'est ainsi qu'une simple mention de saison (printemps, automne, par exemple) est arbitraire et risque de conduire à une interprétation inexacte des données. Pour essayer de limiter, autant qu'il est possible de le faire, ce genre d'erreurs, il semble nécessaire de se fonder sur le stade d'activité dans le cycle et non sur une simple date dans l'année. Au cours de certaines périodes le mode d'activité revêt une importance extrême : en octobre, par exemple, une Vipère peut être en activité sexuelle, en activité de chasse, en pré-hivernage, ou même en début d'hivernage. Les données nécessaires à ce travail ont donc été recueillies sur des Vipères aspic dont nous connaissons, chez chaque sujet, le mode d'activité dans la nature au moment de la capture. Nous avons essayé de rassembler dans cette étude tous les éléments propres à définir, aussi complètement que possible, le cycle annuel d'activité et la latence hivernale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données utilisées pour la partie physiologique de notre travail ont été fournies par des prélèvements effectués sur 368 Vipères au total, dont 163 mâles, 145 femelles et 60 jeunes. Ce total de 60 jeunes englobe à la fois les embryons prélevés dans les oviductes, les vipéreaux à la naissance, et les jeunes jusqu'à 40 cm de longueur, c'est-à-dire de 3 ans 1/2 environ. Nous avons choisi cette longueur en tenant compte des observations de SAINT GIRONS (1958) montrant que certains jeunes mâles peuvent arriver à maturité sexuelle à partir de 3 ans 1/2; la limite de ce groupe demeure malgré tout arbitraire puisque les femelles ont une maturité un peu plus tardive que les mâles.

La plupart des animaux ont été sacrifiés pendant leur période d'activité, de février à octobre. Pendant les sorties de printemps toutes les Vipères ont été tuées dans l'heure suivant leur capture; nous avons même pratiqué des prélèvements instantanés sur les lieux de capture. Au cours

de l'activité estivale ou automnale, les bêtes étaient le plus souvent sacrifiées après un séjour en terrarium de plein air de quelques jours; en outre, une partie expérimentale a été effectuée en laboratoire (1) sur des lots de Vipères maintenues en chambre froide, ou chauffées.

Les mâles et les femelles ont été sacrifiés à peu près en nombre égal, au cours du cycle annuel : les mâles ont été étudiés surtout au moment de leur activité de printemps, puis des mues; chez les femelles, les prélèvements les plus nombreux ont été faits entre la période de l'ovulation et celle de la parturition.

Le mode de prélèvement, pendant la latence hivernale, posait un problème assez délicat : d'une part le déterrage de Serpents était impossible à envisager dans la nature, pour de multiples raisons; d'autre part, nous ne pouvions travailler que sur des Vipères passant l'hiver dans des conditions analogues à celles des animaux vivant en liberté. Aussi avons-nous été amenés à imiter la nature en construisant un talus artificiel, pourvu de cavités d'hivernage. Les essais commencés en terre meuble se sont révélés désastreux, en raison des infiltrations d'eau, et nous avons mis au point le système suivant (fig. 14).

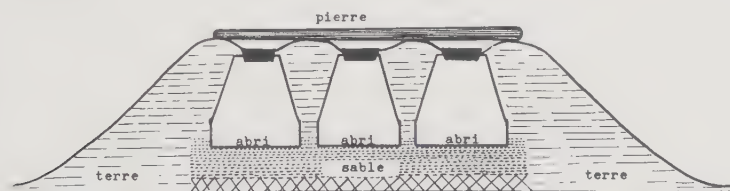


Fig. 14. — Coupe longitudinale de talus artificiel pour l'hivernage de *V. aspis*.

Une couche de pierres est d'abord étalée sur le sol (prairie), puis recouverte de 10 cm de sable, environ. On dispose ensuite quelques pots de fleurs retournés, en ayant soin d'agrandir le trou situé au fond (ceci afin de pouvoir y introduire facilement une pince pour en extraire les Serpents). Le tout est ensuite entouré de terre jusqu'au niveau des bouchons, puis recouvert de gazon en donnant à l'ensemble la forme d'un petit talus dont l'une des faces doit être orientée au sud. Pendant l'hiver, les bouchons sont enfouis sous une couche de feuilles mortes, et le tout est recouvert d'une large pierre. Les mesures effectuées dans ces refuges pendant plusieurs hivers nous ont permis de constater que les températures y étaient identiques à celles des abris d'hivernage de même profondeur, dans la nature. D'autre part, l'humidité se maintenait à saturation dans les cavités situées sous les pots, grâce à la perméabilité de l'argile, mais sans risques d'infiltration d'eau anormale puisque le sable l'absorbait aussitôt.

De cette manière, les prélèvements au cours de la latence hivernale ont pu être effectués de façon à ne provoquer aucune perturbation chez l'animal en hivernage : chaque Vipère sortie de l'abri était sacrifiée dans les 30 secondes suivantes. Dans le but d'éviter des variations liées à un rythme nycthémeral la totalité des prélèvements, tant pendant la période active que pendant la lactence hivernale, a été effectuée entre 10 h et 18 h.

(1) Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, Paris.

CHAPITRE I

FONCTION VENIMEUSE

INTRODUCTION

A la fin du XIX^e siècle, la découverte de la sérothérapie antivenimeuse (CALMETTE, 1894) suscita un nouvel intérêt pour les recherches sur les venins de Serpents. Une partie de ces travaux fut orientée vers l'étude des variations de toxicité des venins. Dès 1895, PHISALIX et BERTRAND montrèrent l'importance du facteur saisonnier : selon leurs données, le venin de *Vipera aspis* serait plus toxique en automne qu'au printemps. Des recherches ultérieures (BERTRAND, RADU VLADESCO, 1941) ont montré que la toxicité du sang de Vipère est également plus forte en automne. Par contre, les résultats obtenus par J. LEROY (1937), dans un travail sur les Vipères de la région lyonnaise, tendent à prouver que le venin de *V. aspis* présente un maximum de toxicité en mai.

Des variations de toxicité en rapport avec un facteur géographique peuvent se produire, au sein d'une même espèce. Chez *Bothrops atrox* et *Crotalus terrificus* (VELLARD, 1937-38) a montré que le venin atteignait son maximum d'activité et de complexité au voisinage du centre de l'aire de dispersion de l'espèce, tandis que certaines propriétés se développent, au détriment des autres, vers les confins de l'aire de répartition. Il existe même des races géographiques : c'est le cas de *V. aspis* à venin blanc de Montferrand-Saves et Puicasquier (Gers), dont le venin est moins coagulant, plus neurotoxique et, en outre, dépourvu de pouvoir vaccinant (CESARI, BAUCHE, BOQUET, 1935; PHISALIX, 1939).

Nous ne pensons pas que la fréquence des morsures mortelles, chez l'homme, puisse fournir des données intéressantes sur les variations annuelles de la fonction venimeuse. Nous avons en effet montré (DUGUY, 1952) que le nombre maximum de morsures mortelles, situé en juillet, était dû à un simple facteur d'activité rurale saisonnière qui augmente les risques de rencontre avec les Vipères; il serait donc tout à fait illusoire d'en tirer une conclusion sur la toxicité du venin.

Dans le cadre de ce travail, notre but était de rechercher s'il existait des modifications, qualitatives ou quantitatives, de la fonction venimeuse au cours de la latence hivernale. Aussi avons-nous été amenés à compléter, par une recherche de la toxicité du venin prélevé sur les Vipères en hivernage, les données recueillies par simples pesées. L'examen histologique d'un certain nombre de glandes à venin, prélevées à différentes périodes du cycle annuel, nous a montré qu'il ne se produisait, en apparence, aucune modification morphologique au cours de la latence hivernale : nous n'avons pas jugé indispensable à notre travail de poursuivre des recherches dans ce sens. Par contre, aucun travail n'ayant été fait, à notre connaissance, sur les variations quantitatives annuelles du venin chez les Vipéridés, il nous a semblé utile de donner ici l'ensemble des résultats de nos pesées chez *Vipera aspis*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements de venin ont été effectués sur des Vipères vivantes, dans la grande majorité des cas, ou sur des Vipères venant d'être décapitées, suivant la technique suivante : la Vipère est saisie au niveau de l'articulation des maxillaires puis, grâce à un certain mouvement des doigts, on provoque à la fois l'ouverture de la bouche, l'érection des crochets, et l'expression totale du venin contenu dans les glandes.

Toutes les pesées ont été effectuées après dessiccation du venin. Les données utilisées ont été fournies par les prélèvements pratiqués sur 589 Vipères aspic adultes. L'envenimation expérimentale a été réalisée par des injections intra-musculaires de solution de venin dilué au 1/2 000°.

RÉSULTATS

1. Prélèvements de venin au cours du cycle annuel

Les résultats des pesées effectuées sur des Vipères fraîchement capturées dans la nature, au cours de leur période d'activité (mars à octobre), sont donnés dans le tableau I. Nous avons fait figurer dans le tableau II les résultats des prélèvements effectués sur des Vipères sacrifiées au cours de leur latence hivernale (décembre et janvier), ainsi que ceux des Vipères capturées dans la nature à leurs premières sorties : janvier, février, ou mars.

L'examen des résultats des pesées individuelles montre que la capacité des glandes venimeuses de *Vipera aspis* est très supérieure à ce qui était admis jusqu'ici(1); nous pouvons affirmer que la quantité totale de venin d'une Vipère adulte est de 30 à 35 mmg, et même vraisemblablement plus chez certaines vieilles bêtes.

L'écart type entre les pesées est beaucoup trop variable pour que la moyenne mensuelle ait une signification quelconque. Par contre, la comparaison entre les prélèvements faits au cours de la période d'activité et ceux de la latence hivernale peut être établie d'après la fréquence des doses obtenues. Pendant la période d'activité, on peut distinguer 3 groupes :

— le premier, le plus important, comprend des Vipères dont les glandes contiennent de 3,5 à 12 mmg de venin : il s'agit d'animaux venant de manger, et par conséquent d'utiliser leur venin. Toutefois, il est à noter que les glandes ne sont jamais complètement vides, sauf en cas de morsures répétées (captures du sujet dans de mauvaises conditions techniques).

— le deuxième lot est formé par des sujets qui ont partiellement reconstitué leurs réserves : de 14 à 24 mmg de venin.

— enfin l'on rencontre, plus rarement, des Vipères dont les

(1) 10 à 25 mmg, selon Marie PHISALIX (1922).

glandes sont pleines : généralement 30 mmg; maximum connu 34,4 (1).

Les prélèvements effectués au cours de l'hivernage, ou pendant les premières sorties, montrent que ces 3 groupes existent également pendant la latence hivernale, avec quelques modifications.

— les 3/4 des animaux hivernent avec une dose de venin inférieure à la moitié de la capacité totale de leurs glandes. A l'intérieur de ce groupe existe un mode de 11 mmg.

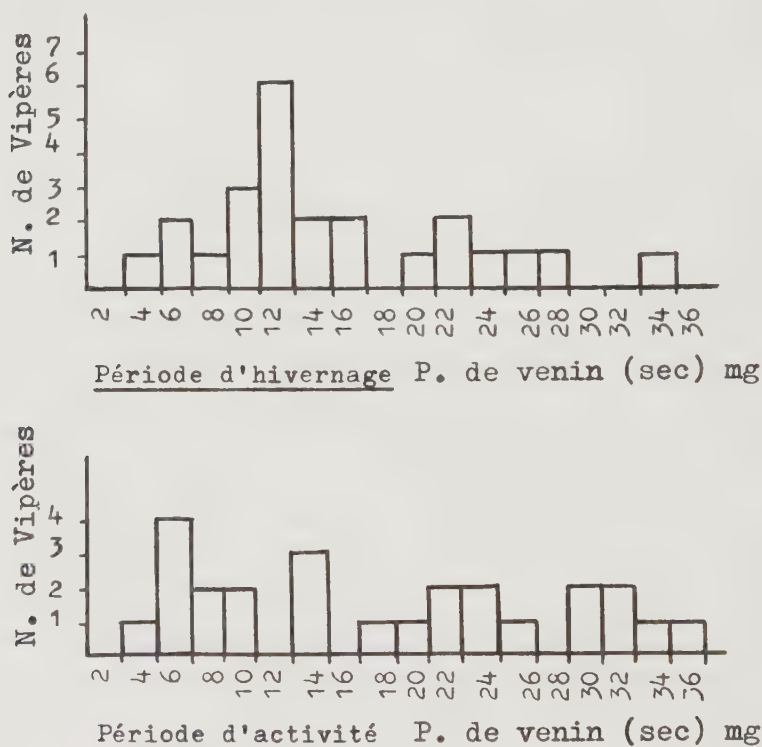


Fig. 15. — Fréquence des doses de venin obtenues chez *V. aspis* pendant sa période d'activité et pendant sa latence hivernale. En abscisses : poids du venin (sec) en milligrammes. En ordonnées : nombre de Vipères.

— les Vipères qui forment le second groupe ont une réserve de venin représentant les 2/3 ou les 3/4 de leur dose totale.

— la réplétion totale des glandes ne se rencontre que rarement et les Vipère de cette catégorie demeurent l'exception.

(1) Prélèvement effectué le 9/V/60 chez un mâle de 65 cm.

Il est peu probable que la réserve de venin varie quantitativement entre le début et la fin de la période d'hivernage. La dose moyenne par sujet, établie d'après les prélèvements effectués au cours de l'hivernage (13,9 mmg), est pratiquement égale à celle obtenue avec les prélèvements des Vipères capturées à leur première sortie (13,6 mmg).

2. Envenimation expérimentale

Dans le but de rechercher une éventuelle variation de la toxicité du venin pendant l'hivernage, nous avons effectué une expérimentation sur Souris blanches, avec deux lots de venin : le premier

TABLEAU I
Prélèvements de venin pendant la période d'activité

Dates	Prélèvements	Dose totale	Moyenne par Vipère
mars 1950	52 <i>Vipera aspis</i>	440 mmgrs	8,5 mmgrs
— 1951	3 » »	45	15
— 1951	5 » »	111,5	22
— 1951	9 » »	146,5	16,2
— 1951	1 » »	21	21
— 1951	9 » »	134	15
— 1951	24 » »	270	11,2
— 1951	8 » »	165	20,5
— 1953	104 » »	1 131	10,75
— 1955	55 » »	800	16
12/ 3/1958	1 » »	9,5	9,5
21/ 3/1958	1 » »	3,5	3,5
avril 1950	50 » »	470	9,5
15/ 4/1950	1 » »	33	33
avril 1955	6 » »	90	15
— 1955	28 » »	366	13
— 1955	1 » »	10,5	10,5
9/ 4/1959	16 » »	186	11,6
20/ 4/1959	11 » »	142	12,9
14/ 4/1959	21 » »	177	8,5
mai 1949	6 » »	95	15,5
— 1949	4 » »	50	12,5
— 1953	7 » »	79	11
8/ 5/1959	22 » »	207	9,4
13/ 5/1959	1 » »	24	24

Dates	Prélèvements			Dose totale	Moyenne par Vipère
26/ 5/1959	10	»	»	162	16,2
9/ 5/1960	1	»	»	34,4	34,4
6/ 6/1959	10	»	»	114	10,4
11/ 6/1960	1	»	»	27,4	27,4
11/ 6/1960	1	»	»	31,1	31,1
20/ 6/1960	1	»	»	17,5	17,5
juillet 1959	8	»	»	157	19,6
— 1951	1	»	»	4	4
août 1954	37	»	»	334	9
22/ 8/1960	1	»	»	4	4
22/ 8/1960	1	»	»	10	10
22/ 8/1960	1	»	»	11	11
22/ 8/1960	1	»	»	4	4
24/ 8/1960	1	»	»	7	7
24/ 8/1960	1	»	»	4	4
24/ 8/1960	1	»	»	9	9
30/ 8/1960	1	»	»	6	6
14/ 9/1949	1	»	»	28	28
2/ 9/1960	1	»	»	20	20
7/ 9/1960	1	»	»	18	18
26/ 9/1960	1	»	»	30	30
oct. 1949	10	»	»	95	9,5
— 1951	9	»	»	37	4
— 1951	1	»	»	14	14
— 1952	8	»	»	143	18
— 1953	3	»	»	61	20
26/10/1956	1	»	»	16,5	16,5

recueilli sur des Vipères en activité, le second provenant d'animaux en hivernage.

Un premier groupe de Souris fut soumis à des injections de venin prélevé en avril : nous avons obtenu une dose minima mortelle de 0,05 mmg, soit 2 mmg/kg de poids vif. Cette valeur est exactement la même que celle trouvée par BOQUET (1948), toutefois, dans ce dernier cas, la date de prélèvement du venin n'est pas mentionnée.

Un second lot de souris fut ensuite expérimenté avec du venin prélevé en décembre sur des Vipères en hivernage. La dose minima mortelle obtenue fut identique : 0,05 mmg par Souris.

DISCUSSION

L'hypothèse de DYCHE (1909), fondée sur une observation effectuée dans de mauvaises conditions, et selon laquelle les glandes de Rattlesnake seraient vides pendant l'hivernage, se trouve infirmée par les données recueillies chez *Vipera aspis*. D'autre part, les résultats obtenus semblent indiquer que la toxicité du venin de *Vipera aspis* est la même en hiver qu'en été; mais nous estimons que ces données n'ont pas la valeur d'une certitude. En effet, toutes les recherches expérimentales sur les variations de toxicité du venin effectuées jusqu'ici — y compris les nôtres — ont été faites à partir de lots de venin comportant les prélèvements de plusieurs Vipères. Or il existe, en dehors des variations géographiques (CESARI, BAUCHE, BOQUET, 1935; PHISALIX, 1939; VELLARD, 1937-38), des différences de toxicité très importantes entre des lots de venin théoriquement identiques. C'est ainsi que le titrage de la récolte annuelle de venin de *V. aspis*, à l'Institut Pasteur, montre des variations annuelles de 0,25 à 0,40 mmg/kg de poids (Lapin). Précisons qu'il s'agit d'une quantité moyenne annuelle de 150 g de venin, soit environ 15 000 Vipères capturées chaque année par les mêmes chasseurs, dans les mêmes localités, et aux mêmes époques de l'année. L'ensemble de ces conditions devrait donc éliminer une grande partie des facteurs de variation, et pourtant les différences annuelles de toxicité restent importantes.

Il serait indispensable, pour aborder le problème des variations de toxicité avec des données parfaitement précises, d'effectuer des titrages individuels sur chaque Vipère : des comparaisons pourraient alors être établies entre les sujets capturés dans des conditions identiques de dates et de lieu. Toutefois, la faible quantité de venin fournie par chaque Vipère impose l'emploi de Souris comme animaux d'expérience, et leur sensibilité amène toujours une certaine imprécision dans les résultats. Il nous était impossible, pour des raisons matérielles, d'entreprendre ce travail; dans l'état actuel de nos recherches nous pouvons seulement constater que le venin de *V. aspis* reste toxique pendant la latence hivernale, et que sa toxicité est alors vraisemblablement voisine, ou égale, à celle de la période d'activité.

Les écarts importants observés entre les prélèvements effectués au cours de la période d'activité permettent de penser que la mise en charge des glandes à venin est liée, dans une certaine mesure, à l'alimentation : la reconstitution des réserves serait de l'ordre d'une dizaine de jours. Les glandes venimeuses des Vipères qui entrent en hivernage peuvent donc se trouver à n'importe quel stade de leur fonctionnement, de la vacuité subtotale à la réplétion

TABLEAU II
Prélèvements au cours de la latence hivernale
et des premières sorties

Dates	Prélèvements	Dose totale	Moyenne par Vipère	
15/12/59	1 <i>Vipera aspis</i>	26 mmgrs	26 mmgrs	Latence hivernale
15/12/59	1 » »	9,5	9,5	
15/12/59	1 » »	8	8	
15/12/59	1 » »	6	6	
15/12/59	1 » »	33,5	33,5	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
12/ 1/58	1 » »	12	12	
12/ 1/58	1 » »	11	11	
27/ 1/59	3 » »	25	8,3	Premières sorties
30/ 1/60	1 » »	24	24	
26/ 2/57	1 » »	21	21	
26/ 2/57	1 » »	11	11	
2/ 2/58	1 » »	14	14	
14/ 2/58	1 » »	20	20	
15/ 2/58	1 » »	13	13	
27/ 2/59	2 » »	41	20,5	
25/ 2/59	1 » »	22	22	
28/ 2/60	1 » »	10	10	
28/ 2/60	1 » »	9,5	9,5	
28/ 2/60	1 » »	4	4	
28/ 2/60	1 » »	19	19	
28/ 2/60	1 » »	5	5	
7/ 3/56	1 » »	15,5	15,5	
9/ 3/56	1 » »	3,5	3,5	

complète, suivant la date de leur dernière ingestion de nourriture. Cependant, lorsque la digestion n'est pas assez avancée au moment de l'entrée en hivernage, il se produit une régurgitation de la proie et l'animal débute sa latence hivernale avec des glandes presque vides : c'est ce qui se produit chez les Vipères dont les pesées montrent une dose de venin de l'ordre de 5 mmg. Par contre, lorsque la digestion est complètement terminée à la fin d'octobre,

les glandes restent en charge pendant toute la latence hivernale. Mais, quel que soit le stade auquel se trouvent les glandes, il semble certain qu'elles y demeurent jusqu'au premier repas de printemps qui, comme nous l'avons déjà vu, peut n'avoir lieu que plusieurs semaines après les premières sorties des mâles.

CONCLUSIONS

Les prélèvements de venin effectuées sur *Vipera aspis* dans la nature montrent que :

1° Pendant la période d'activité, le contenu des glandes est très variable : de la sub-vacuité (5 mmg) à la réplétion totale (maximum observé : 34,4 mmg).

2° Pendant la latence hivernale, les mêmes variations quantitatives s'observent; on note cependant un mode de 11 mmg.

3° La quantité de venin trouvée chez une Vipère en hivernage dépend de l'état de remise en charge de ses glandes au moment de son entrée en hivernage. Il semble que l'état de réplétion des glandes reste ensuite le même, pendant toute la latence hivernale, jusqu'au premier repas de printemps.

4° L'envenimation expérimentale sur Souris montre que le venin reste toxique au cours de la latence hivernale, et que sa toxicité est alors comparable, sinon égale, à celle que l'on observe au cours de la période d'activité.

CHAPITRE II

CYCLE SEXUEL

ET ÉVOLUTION DES CORPS GRAS

INTRODUCTION

Le cycle sexuel des Serpents est actuellement bien connu, particulièrement chez *Vipera aspis* où les premières données sur l'évolution annuelle des organes génitaux ont été fournies, dès 1891, par ROLLINAT. Le cycle sexuel des mâles a été ensuite parfaitement défini, chez *Vipera berus* au Danemark, par l'étude histologique de VOLSOE (1944). La mise au point complète du cycle sexuel chez *V. aspis* vient d'être faite dans le récent travail de SAINT GIrons (1957); aussi nous limiterons-nous, dans le cadre de ce travail, à en donner un simple résumé.

L'étude du cycle reproductif des femelles a montré qu'il existait une corrélation entre la variation des corps gras et les différentes phases du cycle sexuel. Chez les mâles se produisent également des variations annuelles qui, comme chez les femelles, sont liées au cycle sexuel. Nous avons donc été amené à grouper, dans un même chapitre, le résumé des données sur le cycle sexuel de *Vipera aspis* et l'étude de l'évolution annuelle des corps gras.

1. CYCLE SEXUEL

A. Cycle sexuel des femelles

L'observation de *V. aspis* dans la nature a montré que l'on pouvait trouver, au printemps :

- des femelles qui ne s'accouplaient ni ne se reproduisaient;
- des femelles qui s'accouplaient, mais ne se reproduisaient pas;
- des femelles qui s'accouplaient et se reproduisaient.

En été, le pourcentage des femelles gestantes est, en moyenne et selon les années, de 25 à 35 % dans le centre de la Loire-Atlantique, de 40 à 67 % dans le Sud du département.

L'étude anatomo-histologique de l'appareil génital des femelles (fig. 16) montre que :

1) chez *V. aspis*, selon les individus et les localités, le cycle sexuel des femelles dure de 1 à 4 ans.

2) tous les 2 ans, en moyenne, dans le Sud de la Loire-Atlantique, tous les 3 ans, en moyenne, dans le centre du département,

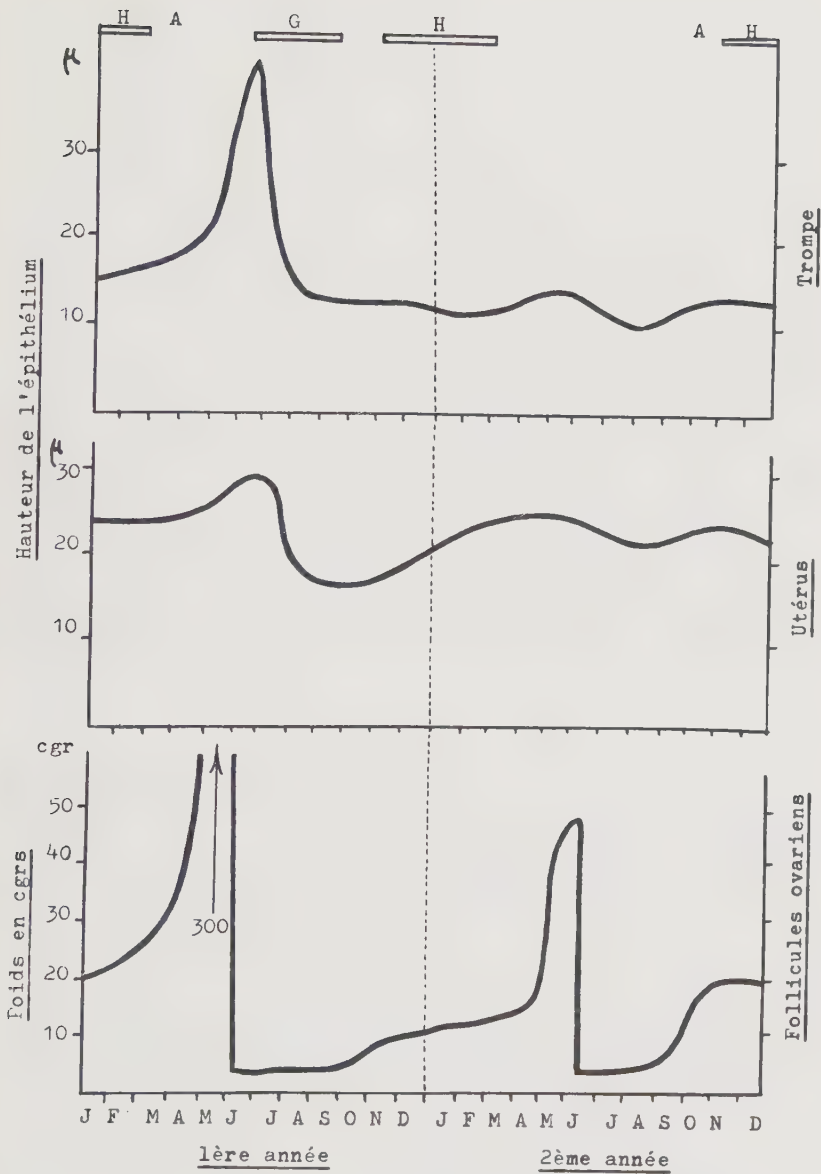


Fig. 16. — Variations, au cours du cycle biennal, de la hauteur de l'épithélium de la trompe et de l'utérus, et du poids du plus gros follicule ovarien. En abscisses : temps en mois. En ordonnées : poids et hauteurs. Hivernage : H; gestation : G; accouplements : A.

les ovaires de femelles amènent à maturité de 4 à 12 follicules ovariens, longs de 30 mm environ.

3) l'ovulation a lieu entre le 20 mai et le 15 juin; la parturition au début de septembre.

4) les autres années, les follicules ovariens se développent plus ou moins (les plus gros ne dépassent pas 20 mm et, chez bon nombre d'animaux, on ne remarque aucune croissance), et s'atrophient au début de juin.

5) il n'y a aucun parallélisme entre le développement morphologique des ovaires et celui des caractères sexuels secondaires (oviducte et comportement sexuel). Parmi les femelles qui ne se reproduisent que tous les 3 ou 4 ans, certaines sont en anoestrus complet au printemps suivant la parturition. A cela près, l'oviducte présente toujours des signes d'activité manifestes. Toutefois, l'accouplement ne s'observe qu'au printemps et à l'automne. Le repos hivernal semble dû à une cause extrinsèque (le froid), tandis que le repos estival paraît dépendre de facteurs intrinsèques et se manifeste par une légère régression des éléments histologiques de l'oviducte.

6) ce cycle sexuel atypique des femelles chez *V. aspis* n'est pas un caractère spécifique, et se manifeste surtout à la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce. L'allongement du cycle semble dû à un déficit thermique des adultes qui ne peuvent digérer assez de proies pour reconstituer, chaque année, les réserves nécessaires à la vitellogenèse.

B) Latence hivernale chez les femelles

Au moment de l'entrée en hivernage, un certain nombre de femelles, qui viennent de s'accoupler en automne, contiennent des spermatozoïdes. Ceux-ci restent tout l'hiver dans l'oviducte, au niveau du tube vaginal, généralement entre les plis profonds de la muqueuse, mais parfois aussi en pleine lumière; ils ne sont jamais en contact direct avec l'épithélium. Ce n'est que vers la fin de mai que les spermatozoïdes commencent à remonter vers la région utéro-vaginale puis, dans les jours qui précèdent l'ovulation, au niveau de la trompe : ils se rassemblent alors en masses plus ou moins compactes à l'intérieur des cellules de l'épithélium des « *réceptacles séminaux* » (Fox, 1956), ou « *fausses glandes tubulaires* » (SAINT GIRONS, 1957).

Les spermatozoïdes provenant de l'accouplement automnal sont-ils aptes à opérer la fécondation au moment de l'ovulation suivante (juin), c'est-à-dire au bout de 8 ou 9 mois ? De nombreuses observations et expériences, effectuées chez les Reptiles, rendent ce fait extrêmement probable : ROLLINAT (1928) chez *Coronella austriaca*; WOODWARD (1933) chez *Causus rhombeatus*; GLOYD (1934)

chez *Agkistrodon mokasens*; KOPSTEIN (1938) chez *Natrix vittata*, *N. subminiata*, *N. chrysarga*, *Boiga multimaculata*; HAINES (1940) chez *Leptodeira annulata*; RAHN (1940) chez *Thamnophis sirtalis*; TRAPIDO (1940) chez *Storeira dekayi*; CARSON (1945) chez *Drymarchon corais*; ATSATT (1953) chez *Microsaura pumilla*; HILDEBRAND (1929) chez *Malaclemys terrapin*.

Chez *Vipera aspis*, l'utilisation des spermatozoïdes d'automne pour la fécondation vernale n'a pu être démontrée. Dans la nature, les femelles de cette espèce ne s'accouplent pas toujours en automne, notamment lorsque l'été est froid, mais elles le font sans exception au printemps, et la très longue survie des spermatozoïdes a donc assez peu d'importance.

Nous avons vu précédemment, lors de l'étude de l'activité d'automne, dans quelle mesure un été présentant des conditions climatiques très défavorables pouvait retarder la parturition. Dans les cas extrêmes de certaines années froides et humides cela peut aboutir à la prolongation de la gestation pendant l'hivernage. Des cas indiscutables ont été cités chez *V. berus* : une femelle gestante le 12 mars, près de Hambourg (HEIFFE, 1891); une autre le 28 mars, en Norvège (WOLLEBACK, 1918); plusieurs durant l'hivernage en Finlande (VANAMO, 1938); une femelle gestante dans le Northumberland (FIELD, 1907) cité par SMITH (1951); une autre le 20 avril, dans les Alpes, à 1 400 m (PESSNER, 1940-1944), ainsi qu'une femelle gestante de *V. aspis hugyi* trouvée au mois de mai, en Calabre, par le même auteur.

Chez *V. aspis*, dans l'Ouest de la France, des cas analogues n'avaient jamais été signalés. C'est seulement à la suite de l'été, particulièrement froid et humide, de 1958 que nous avons observé : chez une femelle en hivernage (16 déc.), 3 vipéreaux morts dans les oviductes; chez une autre, sortie précocement dans la nature le 26 janvier, et morte peu de jours après sa capture, 4 vipéreaux — semblant presque à terme — dans les oviductes.

C. Cycle sexuel des mâles

Il existe, chez les mâles de *Viperas aspis*, deux périodes annuelles d'activité sexuelle : l'une vernale (mars-avril), l'autre automnale (septembre-octobre). L'évolution des testicules et du segment sexuel du rein au cours de l'année montre les faits suivants (fig. 17) :

1) Le poids des testicules et le diamètre des tubes séminifères présentent un minimum assez bref à la fin de juin, tandis que le développement reste important toute l'année.

2) L'activité spermatogénétique tend à être continue chez *Vipera aspis*. Sauf à la fin de l'hiver — où il n'y a plus de spermato-

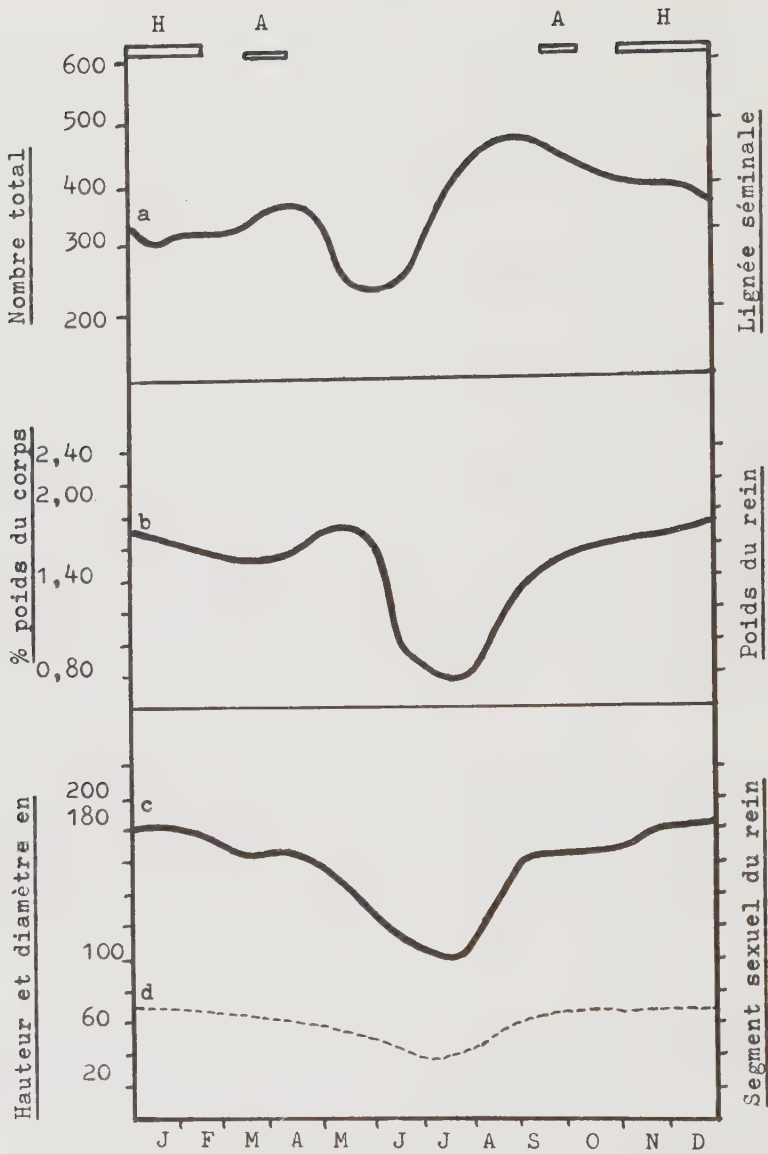


Fig. 17. — Variations saisonnières : a, du nombre absolu des éléments de la lignée séminale, visibles sur une coupe transversale de $7,5\mu$ d'épaisseur, d'un tube séminifère de *V. aspis*; b, du poids du rein, en % du poids du corps; c, du diamètre du segment sexuel du rein; d, de la hauteur de l'épithélium du segment sexuel du rein. En abscisses : temps en mois; hibernage : H; accouplements : A.

zoïdes dans les tubes séminifères — tous les éléments de la lignée séminale sont toujours représentés. Cependant, la spermiogenèse est beaucoup plus intense à deux périodes de l'année : en mai et en août-septembre.

3) Le nombre des cellules interstitielles du testicule varie beaucoup d'un individu à l'autre et présente, peut-être, un maximum à la fin de mai. Le cycle saisonnier d'une cellule interstitielle est plus net : minimum en été, maximum en hiver.

4) Les variations saisonnières des caractères sexuels secondaires des mâles (canal de l'épididyme, segment sexuel du rein, comportement sexuel) sont analogues à celles de la majorité des Serpents de la zone tempérée; involution nette en juillet, activité continue le reste du temps. Pourtant, le comportement sexuel ne se manifeste que du début de septembre au milieu de mai, avec interruption au cours de l'hivernage.

2. EVOLUTION DES CORPS GRAS

A. Variation des corps gras chez les femelles

L'examen du poids des corps gras aux différents stades du cycle sexuel montre qu'il existe un rapport assez étroit entre ces deux éléments. Nous prendrons comme exemple les cas d'une femelle à cycle biennal, le plus fréquemment observé chez les Vipères utilisées au cours de ce travail (fig. 18).

La diminution du poids des corps gras commence avec la phase active de la vitellogenèse et continue pendant toute la gestation : au printemps, la masse des corps gras représente environ 12 % du poids du corps, et à la fin de l'été, aussitôt la parturition, leur valeur n'est que de 3 %, en moyenne. Le maximum observé chez une femelle est de 18,5 %, en avril. Il est possible que l'explication de VOLSOË (disparition mécanique des corps gras due à l'encombrement de la cavité générale) explique pourquoi les Vipères n'engraissent pas pendant la gestation, alors que l'augmentation du poids de leurs œufs est due à l'absorption d'eau, uniquement. Mais le poids des corps gras commence à diminuer dès le mois d'avril, or, à ce moment, aucun effet mécanique ne peut être sérieusement retenu. Après la parturition, le poids des corps gras augmente un peu, mais la latence hivernale amène à nouveau une légère perte de poids. Pratiquement il faut toute une saison active à une post-parturiente pour reconstituer ses réserves; c'est ce qui se produit dans la deuxième année du cycle biennal. En effet, pour permettre l'élaboration en deux mois (avril-mai) d'œufs qui représentent jusqu'à 20 % du poids au moment de la ponte ovulaire, il serait nécessaire que la digestion des proies fût assez rapide. Il semble

que ce n'est pas le cas et que l'appoint de réserves soit indispensable pour permettre à la vitellogénèse de s'accomplir complètement. L'examen des femelles montre qu'aucune ne développe de gros ovules aptes à être pondus si elle ne possède en mars-avril des corps gras d'un poids supérieur à 7 % du poids du corps et donc, en tenant compte des pertes durant l'hivernage, à 10 % au mois d'octobre.

En résumé, les femelles que l'on rencontre au printemps (mars) appartiennent généralement à l'un des groupes suivants :

1° Femelles très grasses (poids des corps gras égal à 12 % en moyenne du poids du corps) qui amènent à maturation de gros follicules et entrent en oestrus.

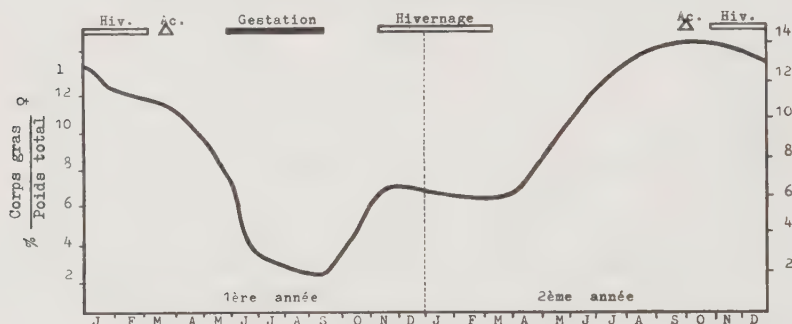


Fig. 18. — Pourcentage du poids des corps gras chez *V. aspis* femelle au cours du cycle reproductif biennal. Hivernage : H; gestation, G; accouplements : A. En ordonnées : % en gr poids corps gras / poids du corps. En abscisses : dates.

2° Femelles moins grasses (corps gras = 6 % en moyenne) qui ne peuvent terminer leur vitellogénèse, et n'entreront en oestrus qu'en automne.

Nous pouvons donc en conclure :

1° que la présence de corps gras bien développés est une condition nécessaire, mais non suffisante, pour que la croissance des follicules ovariens débute.

2°) que la durée totale d'un cycle reproductif, d'une ponte à l'autre, dépend de la rapidité avec laquelle l'animal peut reconstituer ses réserves et donc, en dernière analyse, de la température.

B. Variations des corps gras chez les mâles

Les variations des poids des corps gras chez les mâles montrent que l'évolution annuelle est caractéristique (fig. 19).

A la fin de la période d'hivernage (fin février) les corps gras représentent 4 % du poids du corps, en moyenne; leur pourcentage s'abaisse ensuite progressivement au printemps jusqu'à la fin de la période d'activité sexuelle, où il atteint sa valeur la plus basse de l'année : 2,7 %. Du mois de mai au mois d'août, on note une augmentation régulière des corps gras qui atteignent leur poids maximum vers la fin d'août : 4,8 %. Le pourcentage maximum observé chez un mâle est de 8,9 %, en août. Pendant le mois de septembre, seconde période d'activité sexuelle, on observe à nouveau une perte de poids, moins importante cependant que celle observée après l'accouplement de printemps : les corps gras repré-

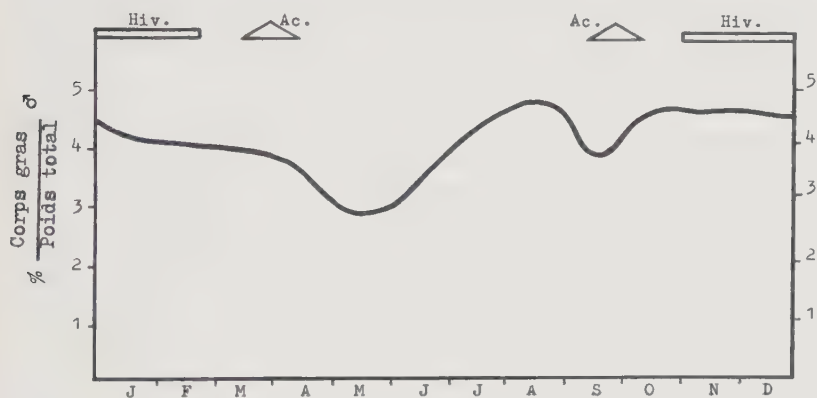


Fig. 19. — Pourcentage du poids des corps gras de *V. aspis* mâle au cours du cycle annuel d'activité et de l'hivernage. Hivernage : H; accouplements : A. En ordonnées : % en gr poids corps gras / poids du corps. En abscisses : dates.

sentent encore 3,5 % du poids du corps en septembre. Les mâles reconstituent rapidement leurs réserves en octobre et, au moment de l'entrée en hivernage, les corps gras atteignent 4,5 % du poids du corps, en moyenne. Ce chiffre reste le même jusqu'en décembre, et c'est seulement à partir de janvier qu'on note une faible diminution : 4,35 %.

Les résultats des pesées mensuelles effectuées sur une Vipère aspic mâle, dans la nature, par SAINT GIRONS (1952), montrent une courbe annuelle à peu près identique à celle que nous avons obtenue d'après les variations moyennes des corps gras. L'ensemble de ces données met en valeur deux facteurs principaux pouvant déterminer les variations des corps gras au cours du cycle annuel : l'hivernage et l'activité sexuelle. Contrairement à l'opinion généralement répandue, les réserves graisseuses ne sont pas utilisées, ou plutôt ne le sont que dans de très faibles proportions, pendant

la latence hivernale. Au cours des mois d'hiver (novembre à février) le pourcentage des corps gras ne s'abaisse que de 0,5 %, environ, et cette perte de poids ne se produit pratiquement qu'en janvier et février. Selon VOLSOE, la chaleur totale produite par une Vipère adulte pendant 5 mois d'hivernage à $+5^{\circ}$ serait de 10,9 calories, et correspondrait à la combustion de 1,2 g de graisse. Mais la perte totale de poids (2,7 %) accusée par une Vipère hivernant dans la nature semble indiquer que la diminution du poids de l'animal n'est pas seulement due à l'utilisation d'une partie des corps gras; il existe, très vraisemblablement, une perte de poids au niveau de nombreux tissus. Ceci nous montre que la fonction essentielle des corps gras est de servir de réserve énergétique, non pas au cours de l'hivernage, mais pendant les périodes d'activité sexuelle. Les mâles qui effectuent leurs premières sorties puis entrent en activité sexuelle ne se nourrissent généralement pas : c'est alors que les corps gras sont utilisés dans une proportion importante. La perte de poids qui survient à cette époque vient s'ajouter à celle, beaucoup moindre, liée à l'hivernage, de telle sorte que la fin de la période d'accouplement de printemps marque le minimum annuel du poids des corps gras, chez les mâles. La diminution de poids observée pendant la période d'activité sexuelle d'automne est nettement moins accusée du fait de l'importance réduite — en intensité et en durée — de cette activité et, d'autre part, en raison du poids élevé des corps gras en août.

CONCLUSION

Les variations annuelles des corps gras, chez *Vipera aspis*, s'effectuent de la manière suivante :

1° Chez les deux sexes, la perte de poids au cours de l'hivernage est très faible.

2° L'utilisation principale des corps gras a lieu :

— chez les mâles, au cours des deux périodes annuelles d'activité sexuelle, et surtout de celle de printemps;

— chez les femelles, au cours de la vitellogénèse.

3° La reconstitution des réserves de corps gras est différente chez les 2 sexes :

— chez les mâles, elle se produit deux fois par an : en été et en automne;

— chez les femelles, dans le cas d'un cycle reproductif biennal, elle a lieu pendant la deuxième année du cycle;

— le pourcentage maximum absolu est deux fois plus élevé chez la femelle que chez le mâle, à longueur égale.

CHAPITRE III

HÉMATOLOGIE

INTRODUCTION

La découverte de globules nucléés dans le sang des Vertébrés Poecilothermes est contemporaine des premières observations microscopiques de LEEUWENHOEK et SWAMMERDAM. Mais les premiers travaux concernant la cytologie sanguine des Vertébrés à globules rouges nucléés ne sont apparus que vers le milieu du XIX^e siècle (GULLIVER, 1842; MILNE-EDWARDS, 1856). Ils furent suivis de ceux de HAYEM (1879), Mac CALLUM (1890), NEUMANN (1896) et de DEKHUYZEN (1892), sur les Amphibiens et de GIGLIO-TOSS (1898) sur les Sauropsidés. Les recherches de GRUNBERG (1901) et de WERZBERG (1911) apportèrent les premiers éléments d'hématologie comparée chez les Lacertiliens; elles furent complétées par les données d'ALDER et HUBER (1923) sur *Lacerta*, *Anguis*, *Emys* et *Tarentola*, et de SABRAZES et MURATET (1924) sur *Lac. muralis*. Les études de cytologie comparée sur les leucocytes des Vertébrés, effectuées par LOEWENTHAL (1928, 1930, 1931), ont établi le leucogramme de quelques Reptiles — notamment de *Vipera aspis* et *Natrix natrix* — et signalé l'importance des éosinophiles chez les Reptiles. A la même époque, les travaux de BABUDIERI (1930) sur les Poissons, les Amphibiens et les Reptiles, établissent le leucogramme, les numérations d'érythrocytes et le taux d'hémoglobine de 5 espèces de Serpents (*V. aspis*, *V. ammodytes*, *Natrix natrix*, *Col. viridiflavus*, *Cor. austriaca*). Chez *V. aspis*, cet auteur trouve 571 000 et 751 660 érythrocytes/mm³, avec un taux d'hémoglobine de 39 à 45 %; en outre, il décrit chez *V. aspis* et *V. ammodytes*, une variété spéciale de cellule sanguine (*globulo reticulare*). ZYLBERZAC (1937) a décrit ces éléments sous le terme de *leucocytes réticulaires et spongieux*, chez *V. aspis*, *Nat. natrix*, *L. viridis*, *L. muralis*, *Anguis fragilis* et *Emys orbicularis*, et montré la nature lipidique de ces enclaves protoplasmiques. Le traité d'hématologie de DOWNEY (1938) concerne surtout la cytologie sanguine des Lézards, Tortues et Amphibiens, et passe les Serpents sous silence. Un certain nombre de travaux consacrés à la biochimie du sang fournissent des données sur les numérations d'érythrocytes et le taux d'hémoglobine : LUCK, KEELER (1939) chez *Crotalus atrox* et *oregonus*; HECHT, WALTERS, RAMM (1955) chez *Tropidophis pardalis*; HUTTON (1958) chez *Coluber constrictor flaviventris*, *Lampropeltis getulus*, *Agkistrodon piscivorus*, *Natrix sipedon pictiventris*. Peu d'autres travaux ont été consacrés aux éléments figurés du sang de Serpent : SLONIMSKI (1934) chez *Vip. russelii* et *Python regius*; WINTROBE (1933) sur les érythrocytes; BERGMAN (1957) sur les érythrocytes de 12 espèces de Java.

En ce qui concerne la faune de France, des données sur les numérations globulaires et le leucogramme ont été fournies par SALGUES (1937) chez 10 espèces de Serpents (tous ceux de France, sauf *V. berus*), par DASTUGUE (1942) chez *V. aspis*, et par M.C. SAINT GIRONS (1960) chez *V. berus*. Le nombre des érythrocytes par mm³, chez *V. aspis*, serait de

1 410 000 d'après SALGUES, avec un taux d'hémoglobine de 124 %, et de 512 000 à 1 152 000 selon DASTUGUE.

L'influence de facteurs hormonaux sur l'hématopoïèse a été démontrée, plus précisément en ce qui concerne la thyroïde (ARVY, 1949, 1951; M.C. SAINT GIRONS, 1961), et l'hypophyse (ARVY, GABE, STUTINSKY, 1948). Mais il existe, chez les Amphibiens et les Reptiles, un facteur saisonnier important, et de nombreux auteurs ont constaté une poussée érythropoïétique de printemps. Dès 1892, MARQUIS observe que l'hémogramme de Grenouille subit des variations cycliques annuelles, avec une plus grande richesse cellulaire au printemps; HOLZAPFEL (1937) constate, chez *Rana pipiens*, une diminution des érythrocytes en hiver, un nombre élevé au moment des périodes de reproduction, et une érythropoïèse printanière; chez *Bufo arenarum*, VARELA et SELLARES (1938) notent également une érythropoïèse de printemps; ARVY (1947) constate une augmentation des érythroblastes, chez *Rana temporaria* et *Bufo vulgaris*, à la fin de mars; VARICAK (1958) montre qu'il existe, chez *Salamandra* et *Triturus*, une courte période d'activité hématopoïétique au printemps.

De très rares recherches sur le cycle annuel des éléments figurés du sang ont été effectuées chez les Reptiles. MICHELS (1923) constate, chez les Tortues, une basophilie automnale (65 % chez *Chrysemys picta*), et une éosinophilie très marquée (75 % chez *Clemys leprosa*) en hiver. Chez des Tortues également (*Terrapene carolina* et *Pseudemys scripta elegans*) HUTTON et GOODNIGHT (1957) ont observé une augmentation des érythrocytes au cours de l'hivernage; CARMICHAEL et PETCHER (1945) ont pratiqué des examens de sang sur le même sujet de *Crotalus horridus* pendant sa période d'activité et d'hivernage : le nombre des érythrocytes est légèrement abaissé au printemps mais, selon ces auteurs, ce fait serait peut-être dû aux nombreux prélèvements sur le même sujet. Chez *V. aspis*, DASTUGUE (1942) trouve que le nombre des érythrocytes est le plus faible en mars, avril et mai, puis s'élève à partir de juin.

Depuis les travaux de VIERODT (1877) et de DUBOIS (1896), sur la Marmotte, de nombreux auteurs ont étudié le sang des Mammifères hibernants. La mise au point de cette question (KAYSER, 1957) met en évidence les faits suivants :

— Il se produit une réduction du volume du sang circulant, avec augmentation du taux d'hémoglobine, des globules rouges, et de l'hématocrite, suivi d'une hémodilution au moment du réveil; cette augmentation du taux des hématies et de l'hémoglobine existe aussi, bien que moins marquée, chez les animaux conservés actifs au froid. Par contre, la réduction du volume sanguin observée chez les Homéothermes refroidis serait d'origine différente (par frisson) de l'hémoconcentration de l'hibernant en sommeil.

— La leucopénie du sommeil hibernant, sur laquelle tous les auteurs semblent d'accord, est caractérisée, chez le Hamster, par une lymphopénie et une éosinopénie. Cette leucopénie est indépendante de la température du Hamster, donc aussi de la profondeur du sommeil; mais on l'observe aussi dans la narcose par hypothermie expérimentale. Au moment du réveil on constate une leucocytose avec neutrophilie et lymphopénie.

— Le retard considérable du temps de coagulation apparaît comme une adaptation biologique aux conditions de circulation très ralentie de l'hibernant en sommeil, et peut être attribué à une diminution de l'activité adrénargique.

L'existence de différences dans le sang circulant, suivant le sexe, est connue chez certains Poikilothermes : ARVY (1947) trouve, chez *Rana*

temporaria et *Bufo vulgaris*, des valeurs de l'érythrogramme plus élevées chez les mâles (450 000 et 300 000); chez une Tortue, *Terrapene carolina*, ALTLAND et THOMPSON (1958) observent un taux d'érythrocytes plus élevé chez le mâle (700 000 et 610 000), accompagné d'un taux d'hémoglobine supérieur chez le mâle, mais sans différence du leucogramme. Chez *V. berus* adulte en activité, M.C. SAINT GIRONS (1960) a constaté des variations du leucogramme, suivant le sexe, caractérisées par un taux de lymphocytes plus élevé chez la femelle, et des basophiles plus nombreux chez le mâle.

Dans le but d'étudier, chez *V. aspis*, les modifications de l'hémo-gramme au cours du cycle annuel, nous avons effectué un nombre important de nos prélèvements pendant la période d'activité. L'influence des facteurs propres à cette période (nourriture, mue, activité sexuelle, gestation) n'ayant jamais été étudiée, à notre connaissance, il nous était indispensable d'en déterminer les effets au niveau du sang, avant d'aborder l'étude des modifications liées à la latence hivernale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements de sang ont été effectués sur 171 Vipères aspic : 65 mâles, 72 femelles et 34 jeunes. Ce dernier groupe est composé de : 21 vipéreaux sacrifiés à la naissance, ou prélevés dans oviductes en fin de gestation; 10 jeunes de 6 mois à 3 ans 1/2, en période d'activité; 3 vipéreaux en hivernage. Au cours de la période d'activité, 117 adultes (68 femelles et 49 mâles) ont été examinés; 19 Vipères ont été sacrifiées pendant leur latence hivernale. Au cours de cette période, le nombre des prélèvements a été limité par la quantité des Vipères qu'il nous était possible de faire hiverner dans des conditions écologiques identiques à celles de la nature. Nous avons choisi une majorité de mâles pour l'hivernage : le cycle reproductif biennal de *V. aspis* pouvait rendre complexe l'interprétation des données recueillies sur un petit nombre de femelles.

Les prélèvements de sang ont été effectués par décapitation des animaux, dans la plupart des cas. Toutefois, chez un certain nombre de mâles adultes en période d'activité, le sang a été recueilli par section de l'extrémité de la queue; un contrôle effectué par décapitation de quelques-uns de ces sujets nous a montré que les valeurs obtenues étaient pratiquement égales. Toutes les Vipères examinées au cours de leur période d'activité ont été sacrifiées dans un délai maximum de quelques jours après leur capture, sauf quelques femelles en fin de gestation : leur séjour en terrarium de plein air pendant 8 ou 15 jours nous a permis d'effectuer des prélèvements au cours de la parturition, et après un laps de temps déterminé depuis celle-ci. Les animaux en hivernage étaient décapités dans les 30 secondes suivant leur sortie de l'abri.

Les échantillons de sang étaient recueillis sur lames de verre, et les examens suivants faits immédiatement :

— numération des érythrocytes et des leucocytes (cellule hématimètre de MALASSEZ);

— taux d'hémoglobine (méthode de SALHI);

— frottis sur lames, ces dernières étant colorées 24 h après par la méthode de PAPPENHEIM (1907).

Le leucogramme de chaque Vipère a été établi suivant la nomenclature de BADUDIERI (1930); toutefois, nous avons classé sous la rubrique *divers* certaines cellules dont la présence dans le sang n'est qu'occasionnelle : plasmocytes, d'une part, et *globulo reticolare* (BADUDIERI, 1930) ou

leucocytes réticulaires et spongieux (ZYLBERZAC, 1937). Les thrombocytes n'ont pas été comptés en raison de leurs groupements fréquents qui amènent des écarts considérables dans les résultats. Le taux des érythroblastes a été déterminé pour 1 000 globules rouges.

RESULTATS

Le nombre des données recueillies est beaucoup trop important pour que nous puissions les rassembler en un seul tableau. Les résultats concernant le leucogramme et l'érythrogramme seront donc exposés successivement, en essayant de mettre en évidence, pour chaque catégorie cellulaire, les variations liées au cycle annuel et d'en préciser les facteurs. Dans ce but, les animaux ont été répartis en plusieurs groupes définis par le mode d'activité de chaque Vipère au moment de son prélèvement.

1. Erythrocytes

Les numérations des érythrocytes, portées dans le tableau III et la fig. 20, mettent en évidence :

1° une différence suivant le sexe : la valeur de l'érythrogramme des mâles est de 777 000 mm³, en moyenne; celle des femelles est de 601 000 mm³.

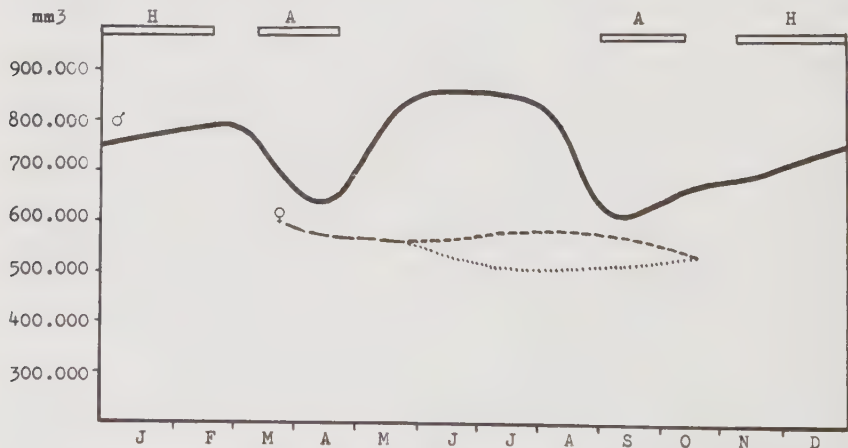


Fig. 20. — Cycle annuel des érythrocytes (moyenne des numérations) par mm³ chez *V. aspis*. Mâles : —; femelles : ---; femelles gestantes : Hivernage : H; accouplements : A.

2° l'existence d'un cycle annuel bien défini, chez les mâles : les valeurs les plus faibles s'observent pendant les deux périodes annuelles d'accouplement, et les valeurs les plus fortes au cours

TABLEAU III
Erythrocytes

Stade du cycle		Sujets	Valeur moyenne	Ecart-type
Mâles	fin janv. à début mars (1 ^{res} sorties)	7	(1) 847 000/mm ³	101,9
	fin mars - mi-avril (activ. sexuelle)	9	680 000	103,9
	fin avril	5	737 000	87,1
	mai-juin	5	905 000	84,2
	juillet - mi-août	5	896 000	93,8
	fin août-septembre (activ. sexuelle)	11	663 000	122,4
	octobre	7	720 000	70,7
	hivernage novembre ... décembre ...	6 6	730 000 812 000	86,6 31,0
Femelles	mars-avril (1 ^{res} sorties, act. sex.)	10	634 000	72,1
	juin :			
	gestantes	6	595 000	97,4
	non-gestantes	5	620 000	142,8
	juil.-août :			
	gestantes	19	565 000	104,4
	non-gestantes	7	627 000	47,0
	sept.-oct. :			
	part. et p.p.	11	582 000	123,6
	non-gest.	5	578 000	33,1
	hivernage (décembre) ...	1	654 000	

de l'activité estivale. Au début octobre, le nombre des érythrocytes commence à augmenter et cette tendance se poursuit au cours de l'hivernage et jusqu'aux premières sorties de printemps. L'écart type le plus grand s'observe au cours des périodes d'accouplement, et le plus faible pendant l'hivernage, en décembre.

3° chez les femelles, le cycle annuel est peu marqué. On note cependant des valeurs de l'érythrogramme très légèrement plus élevées au printemps qu'en automne. Par contre, des différences plus nettes apparaissent au cours de la gestation : le nombre des érythrocytes commence à diminuer dès le début de celle-ci, atteint son minimum en juillet et août, puis tend à égaler, vers l'époque de la parturition, celui des femelles non gestantes. Chez les femelles egstantes, l'écart-type augmente régulièrement jusqu'à la partu-

(1) Pour simplifier les données, l'écart-type correspond au nombre de millier d'érythrocytes par mm³.

rition; chez les non gestantes, il présente un maximum en juin puis diminue de juillet à octobre.

4° la valeur moyenne de l'érythrogramme des vipéreaux à la naissance est de 625 000; chez les vipéreaux prélevés dans les oviductes peu avant, ou pendant, la parturition les valeurs obtenues sont analogues. On n'observe pas de différence suivant le sexe; en outre, nous avons constaté que, dans une même portée, il n'y a pas rapport direct entre la valeur moyenne de l'érythrogramme des jeunes et celui de la mère. Les valeurs sont d'ailleurs variables suivant les portées. Le nombre trop restreint de jeunes de 6 mois à 3 ans 1/2, sacrifiés au cours de leur période d'activité, ne nous a pas permis d'établir de classes d'âge; toutefois, nous avons constaté que les valeurs de l'érythrogramme étaient assez proches de celles des femelles.

2. Erythroblastes

Les résultats des numérations des érythroblastes ont été portés dans le tableau IV et la fig. 21, et montrent les faits suivants :

1° chez les mâles apparaît un cycle annuel très net : l'érythro-poïèse maximale est pré-hivernale, puis elle diminue régulièrement au cours de l'hivernage, des premières sorties et de l'activité sexuelle de printemps. Elle s'arrête dès la fin de celle-ci et demeure pratiquement nulle pendant la période estivale et le début de l'automne.

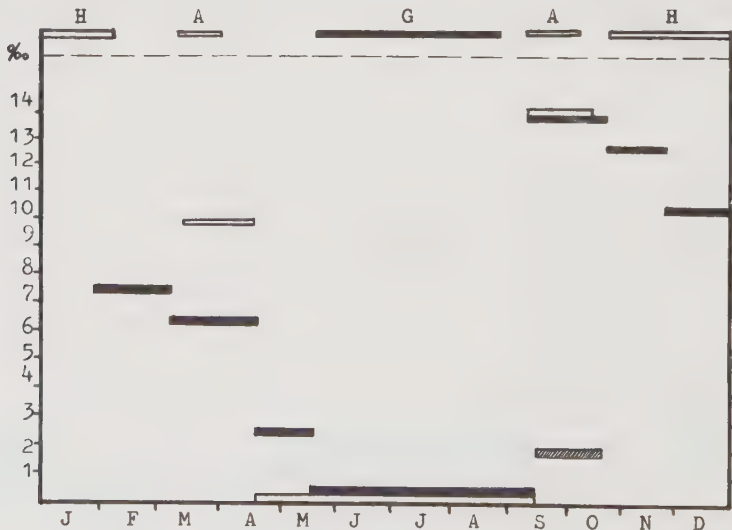


Fig. 21. — Cycle annuel des érythroblastes (moyenne des numérations) par mm³, chez *V. aspis*. Pour 1 000 érythrocytes. Mâles : ■ ; femelles : □ ; femelles post-parturientes : ▨ .

TABLEAU IV
Erythroblastes

Stade du cycle		Sujets	Valeur moyenne	Valeurs extrêmes
Mâles	fin janv. à début mars (1 ^{res} sorties)	8	7,25/1 000	0 à 18
	fin mars - mi-avril (activité sexuelle)	12	6,40	0 à 17
	fin avril	5	2,60	1 à 5
	mai à mi-septembre (activité estivale)	7	0,43	0 à 2
	fin sept. - octobre	7	14,30	0 à 50
	hivernage novembre ...	6	12,40	0 à 30
	décembre ...	6	10,30	2 à 22
Femelles	mars-avril (1 ^{res} sorties et act. sex.)	9	9,80	0 à 25
	fin avril à mi-septembre (activité estivale)	30	0,30	1 à 3
	parturientes et post. part. ...	8	1,20	0 à 10
	mi-sept. - octobre non-gestantes .	5	14,40	2 à 35
	hivernage (décembre) (post-parturiente)	1	1	

2° chez les femelles se retrouve un cycle identique. Cependant, on note un écart considérable entre l'érythropoïèse pré-hivernale des femelles non gestantes chez lesquelles elle est égale à celle des mâles à la même époque, et les parturientes et post-parturientes dont l'érythropoïèse est très faible; nous avons retrouvé ce fait chez une post-parturiente sacrifiée en décembre. En outre, on constate chez les femelles au cours de leurs premières sorties de printemps des valeurs supérieures à celles que l'on rencontre chez les mâles à la même époque.

3° la mue influence indiscutablement l'érythropoïèse : son action se fait sentir dans les jours qui la précèdent, cesse pendant celle-ci, de telle sorte que dans les jours suivants le nombre des érythroblastes tend à retrouver la valeur estivale, très basse.

4° la nourriture ne semble pas avoir d'action directe sur l'érythropoïèse : chez le mâle sacrifié alors qu'il digérait un Campagnol, capturé deux jours avant, nous n'avons pas observé d'érythroblastes.

5° chez les vipéreux entre 1 h et 6 h après leur naissance on ne trouve des érythroblastes qu'exceptionnellement. L'érythropoïèse commence à se manifester seulement 24 h après : la valeur moyenne,

chez les vipéreaux de 1 à 8 jours, est de 8,7/1 000. Chez les jeunes de 3 mois, sacrifiés en décembre au cours de leur premier hivernage, on trouve de 3 à 5/1 000 érythroblastes, et ce taux est sensiblement le même au printemps (5/1 000). Par contre, il semble que l'activité érythroblastique pré-hivernale soit particulièrement marquée chez certains jeunes : nous avons noté, chez un jeune d'un mois à la fin d'octobre, 100/1 000 érythroblastes et 3 mitoses; chez un mâle d'un an, encore en activité au début de novembre, 130/1 000 érythroblastes et 12 mitoses.

3. Hémoglobine

Les déterminations colorimétriques du taux de l'hémoglobine ont fourni les données suivantes (tableau V) :

1° le taux d'hémoglobine moyen de *Vipera aspis* est de 70 %; les variations sont faibles (de 50 % à 75 %) et n'ont été rencontrées que chez un tiers des animaux, environ.

2° chez la majorité des Vipères en activité on n'observe pas de différences suivant le sexe. Toutefois, les valeurs les plus fortes

TABLEAU V
Hémoglobine

Age, sexe, stade du cycle	Nombre de sujets		Hémoglobine (SAHLI)
jeune en activité	1	1	50 %
jeune en activité	1	1	55 %
jeunes en activité	4	9	60 %
jeunes à la naissance	2		
jeune femelle	1		
femelle gestante	1		
femelle post-parturiente ...	1		
jeunes à la naissance	6	23	65 %
jeune en activité	1		
femelles gestantes	16		
mâle en activité	49	124	70 %
mâle en hivernage (déc.) ..	6		
femelle en activité	51		
jeunes à la naissance	5		
jeunes (1 jour à 1 mois) ...	13		
fem. non gest. (act. estiv.) .	2	12	75 %
femelle (activité estiv.) ...	4		
femelle (act. automnale) ..	2		
mâles hivernage (déc.)	4		

ont été presque toujours trouvées chez des mâles, particulièrement en automne et au début de l'hivernage.

3° chez les femelles, les valeurs inférieures à 70 % s'observent uniquement chez les femelles gestantes (une sur deux, environ).

4° chez les jeunes à la naissance on constate un taux de 70 % dans 1/3 des cas environ, et dans 2/3 des cas des valeurs plus basses (60 ou 65 %). De 1 jour à 1 mois (activité pré-hivernale), tous les vipéreaux ont un taux de 70 %. De 6 mois à 3 ans 1/2 les jeunes, sacrifiés au cours de leur période d'activité estivale, montrent toujours des valeurs inférieures à celles des adultes.

4. *Leucocytes*

Le nombre de leucocytes par mm^3 est, en moyenne, de 3 800 chez les mâles (valeurs extrêmes 600 - 8 000), et de 3 100 chez les femelles (valeurs extrêmes 700 - 9 100). Nous avons constaté des écarts individuels considérables (de l'ordre de 1 à 4), et ceci aussi bien chez les mâles que chez les femelles, à toutes les périodes du cycle annuel. Il est, par conséquent, impossible de mettre en évidence un cycle annuel, et nous pouvons seulement faire remarquer que :

— les valeurs sont plus élevées pendant les premières sorties de printemps (mâles : 5 300; femelles : 4 800) qu'en octobre (mâles : 3 000; femelles : 2 900);

— le nombre des leucocytes augmente chez les Vipères sur le point de muer, puis montre une brève diminution au moment de la chute de la mue;

— chez les vipéreaux à la naissance, le chiffre moyen est de 3 600 (valeurs extrêmes 700 - 7 500); pendant le premier mois le nombre des leucocytes diminue (2 400), mais il augmente chez les jeunes en activité de printemps (4 600).

A. *Lymphocytes*

Les variations du pourcentage des lymphocytes au cours du cycle annuel ont été notées dans le tableau VI et la figure 22. On observe :

1) chez les mâles, un cycle annuel caractérisé par minimum en décembre et un maximum estival. Le nombre des lymphocytes augmente rapidement dès les premières sorties (février) et atteint son maximum à partir de mai; une diminution a lieu dès la fin d'août et le nombre des lymphocytes est en octobre très proche de celui qu'on observe au cours de la latence hivernale. Les animaux placés en cage chauffée pendant l'hiver, ou ceux en activité dans la nature en novembre, gardent un taux de lymphocytes analogue à celui des animaux en activité estivale. L'écart-type diminue en octobre et atteint son minimum en décembre.

TABLEAU VI
Lymphocytes

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type
mâles	janvier-février	7	20 - 45	30,1	17,29
	mars	8	22 - 58	39,0	17,29
	avril	8	23 - 64	39,5	21,09
	mai à août	8	33 - 50	40	10,54
	septembre	13	12 - 80	30,1	18,45
	octobre	5	8 - 33	14,8	10,53
	hivernage novembre .	6	7 - 20	13,3	4,35
	décembre .	6	2 - 12	7,7	3,74
femelles	mars-avril	9	19 - 77	50,9	19,23
	avril-mai	4	62 - 74	69,0	13,30
	juin	7	43 - 90	70,0	16,27
	juil.-août :				
	gestantes	21	3 - 58	25,9	17,43
	non gestantes	6	31 - 84	53,0	18,54
	sept.-oct. :				
	fin gest. et parturi-				
	tion	5	4 - 46	18,6	18,97
	post. part.	7	6 - 28	14,7	4,21
	non gestantes	7	23 - 71	49,0	16,97
	hivernage (décembre) .	1		2,0	
jeunes	naissance	18	6 - 40	22,2	11,91
	1 ^{er} mois	5	15 - 52	34,6	14,42
	6 mois à 3 ans 1/2 (ac- tivité printemps) ..	6	7 - 78	41,0	24,96
	premier hivernage (dé- cembre)	3	13; 24; 24	20,3	

2) chez les femelles, le nombre des lymphocytes augmente rapidement au moment des premières sorties, et le maximum annuel est atteint en juin. A partir de cette date, le pourcentage diminue très rapidement en été, plus lentement en automne. On constate, en outre, que cette diminution est particulièrement marquée chez les femelles gestantes. Chez une femelle post-parturiente en hivernage (décembre) nous avons trouvé une lymphophénie aussi marquée que chez les mâles.

3) les valeurs notées chez les femelles sont toujours supérieures à celles des mâles à la même époque, à l'exception des femelles gestantes en août et septembre.

4) chez les vipéreaux à la naissance, le taux des lymphocytes

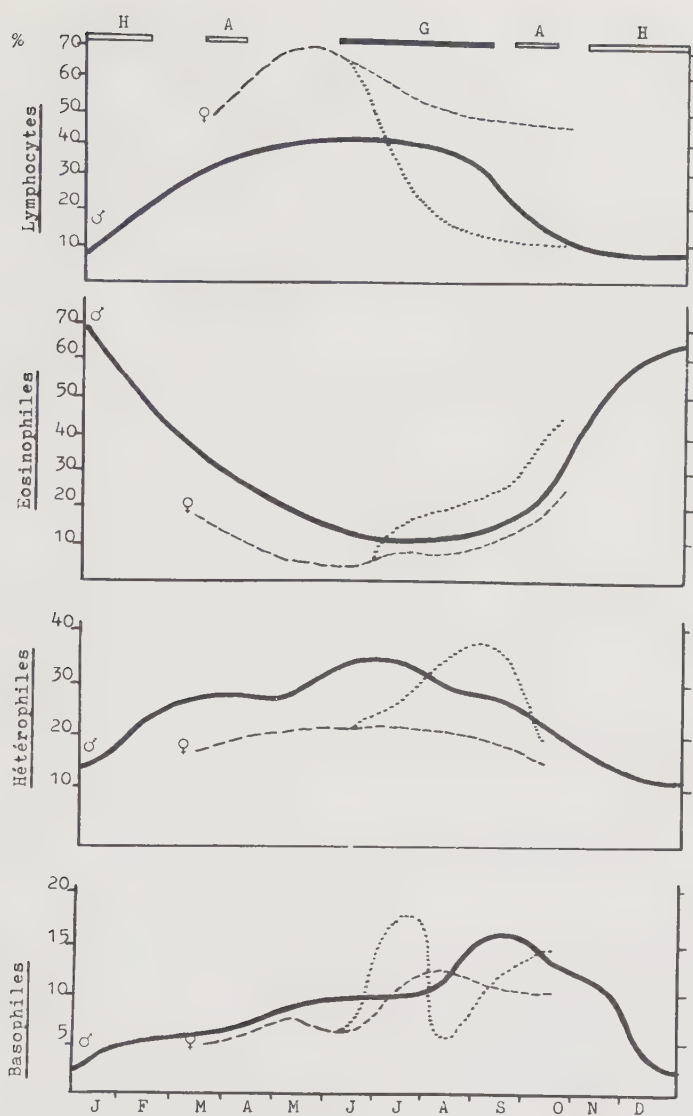


Fig. 22. — Variations du pourcentage des lymphocytes, des éosinophiles, des hétérophiles, et des basophiles, au cours du cycle annuel de *V. aspis*. Mâles : ———; femelles : ———; femelles gestantes :; femelles non-gestantes : - - - -.

est comparable à celui des femelles en fin de gestation. Au cours du premier mois, le pourcentage augmente, ce qui explique probablement la lymphopénie moins marquée, chez les jeunes en hivernage, que chez les adultes. Les jeunes sacrifiés en activité de printemps montrent des valeurs du même ordre que celles des adultes.

5) le taux des lymphocytes augmente dans la semaine qui précède la mue, diminue nettement pendant celle-ci, et augmente à nouveau dans les jours suivants.

6) nous n'avons pas observé de modifications notables du taux des lymphocytes pendant la digestion des proies.

B. Hétérophiles

Les résultats des numérations des hétérophiles ont été résumés dans le tableau VII et la figure 22, et montrent que :

1) chez les mâles, le cycle annuel est caractérisé par un maxi-

TABLEAU VII
Hétérophiles

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type
mâles	janv.-début mars	7	10 - 35	24,6	7,87
	fin mars-avril	12	3 - 49	27,2	4,35
	fin avril	5	15 - 49	27,2	13,49
	mai à juillet	6	22 - 48	35,7	11,04
	août-septembre	18	12 - 65	27,7	13,55
	octobre	5	18 - 31	23,4	5,74
	hivernage	novembre .	6 - 29	15,6	7,93
		décembre .	2 - 28	15,0	10,81
femelles	mars-avril	5	6 - 29	16,6	8,42
	avril à juin	15	7 - 39	19,5	9,60
	juil. août (non gest.) ..	6	7 - 29	20,1	7,81
	juillet (gestantes)	11	15 - 58	26,0	14,17
	août (gestantes)	10	15 - 64	36,0	14,96
	non gestantes ..	7	8 - 28	15,4	8,18
	fin gest. et par-				
	sept. turientes	5	16 - 64	39,2	19,74
	oct. post-partur. ...	7	10 - 49	25,2	17,02
jeunes	naissance	18	0 - 61	22,9	18,70
	1 ^{er} mois	5	6 - 29	12,8	9,16
	6 mois à 3 ans 1/2 (activité printemps)	6	1 - 40	18,7	4,47
	premier hivernage ...	3	0; 7; 23	10,0	

mum estival (juillet) et un minimum hivernal (décembre); chez les Vipères en activité prolongée, en novembre, ou chez celles gardées en cage chauffée pendant l'hiver, le taux des hétérophiles est comparable à celui des animaux en hivernage. L'écart type le plus important s'observe au printemps, et le plus faible au moment de l'entrée en hivernage.

2) chez les femelles s'observent des valeurs plus basses que chez les mâles, mais les variations annuelles sont du même type. Toutefois, on constate une augmentation régulière du nombre des hétérophiles au cours de la gestation, avec un maximum situé à peu près au moment de la parturition, suivi d'une diminution rapide vers un taux égal à celui des mâles à cette époque. Le pourcentage noté chez une femelle post-parturiente en hivernage était légèrement inférieur à celui des mâles sacrifiés à cette date. L'écart type le plus faible s'observe chez les non gestantes, en août, et le plus élevé au moment de la parturition.

3) à la naissance, le taux des hétérophiles est nettement plus faible que chez les parturientes, et s'abaisse encore au cours du premier mois. Les valeurs observées chez les jeunes sont comparables, pendant l'hivernage à celles des mâles, et au printemps à celles des femelles.

4) la digestion et la mue ne semblent pas modifier notablement le taux des hétérophiles.

C. Eosinophiles

Les données concernant le pourcentage des éosinophiles au cours du cycle annuel ont été notées dans le tableau VIII et la figure 22. Nous avons observé que :

1) chez les mâles, le cycle annuel semble très régulier, et se caractérise par une éosinophilie hivernale très marquée. Le nombre des éosinophiles diminue progressivement de janvier à mai, et atteint son minimum en août. Dès septembre, le nombre des éosinophiles augmente, et s'élève très rapidement en octobre pour atteindre, à la fin de ce mois, une valeur proche de celle observée au cours de l'hivernage. Par contre, chez les animaux en activité prolongée (en novembre), ou chez les Vipères gardées en cage chauffée pendant l'hiver, le nombre des éosinophiles est très faible, et comparable à celui de l'activité estivale. L'écart type le plus faible s'observe en août, le plus important en octobre, mais il est faible en décembre, également.

2) chez les femelles, le cycle est du même type, avec un minimum annuel en juin, et des valeurs légèrement inférieures à celles des mâles, sauf chez les femelles gestantes. L'écart-type le plus faible s'observe en mai, le plus élevé en octobre, chez les post-parturientes.

TABLEAU VIII
Eosinophiles

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type
mâles	janv.-début mars	7	17 - 51	36,3	11,26
	fin mars-avril	17	4 - 43	23,5	13,30
	mai-juin	5	11 - 22	16,4	4,47
	juillet-août	5	10 - 20	14,4	3,87
	septembre	13	2 - 42	18,2	13,22
	octobre	5	14 - 54	34,2	18,38
	hivernage novembre	6	44 - 75	57,0	10,63
	décembre .	6	61 - 75	67,7	6,16
femelles	mars-avril	9	1 - 31	16,6	13,22
	fin avril-mai	4	3 - 12	7,5	3,87
	juin	7	0 - 26	5,7	8,94
	juil.- gestantes	21	0 - 43	19,8	12,88
	août non gest.	6	2 - 28	11,2	9,53
	non gest.	7	7 - 27	16,6	7,93
	sept.- fin gest. et par-	5	10 - 29	22,0	12,64
	oct. turition				
jeunes	post-partur. ...	7	16 - 71	41,1	22,24
	hivernage (décembre)	1		78,0	
	naissance	18	3 - 62	21,0	14,42
	1 ^{er} mois	5	4 - 17	11,0	5,19
	6 mois à 3 ans 1/2	6	7 - 40	18,0	12,72
	(activité printemps)				
	hivernage (décembre)	3	61; 44; 50	50,1	

3) à la naissance, le taux des éosinophiles est sensiblement égal à celui des parturientes; puis il diminue au cours du premier mois, ce qui explique, vraisemblablement, l'éosinophilie moins marquée, chez les vipéreaux en hivernage, que chez les adultes. Les jeunes en activité de printemps montrent des valeurs du même ordre que celles des femelles à la même époque.

4) la mue et la digestion n'entraînent aucune modification notable du taux des éosinophiles.

D. Basophiles

Les résultats des numérations des basophiles ont été notés dans le tableau IX et la figure 22, et font apparaître les faits suivants :

1) chez les mâles, un cycle annuel existe mais il est peu mar-

TABLEAU IX
Basophiles

Stade du cycle		Sujets	Val. extr. %	Val. moy. %	Ec.-type
mâles	janv. à début mars ...	7	2 - 11	5,5	2,35
	mars-avril	17	1 - 19	6,5	5,09
	mai à août	10	2 - 30	9,7	8,74
	septembre	13	1 - 40	16,5	12,76
	octobre	5	4 - 19	13,6	6,32
	hivernage novembre .	6	2 - 21	12,3	6,16
	décembre .	6	0 - 6	2,2	2,23
femelles	mars	5	2 - 8	4,4	2,89
	avril-mai	8	3 - 15	8,5	5,19
	juin	7	1 - 11	6,6	3,46
	juil. août (non gest.) ..	6	6 - 16	11,8	3,46
	juillet (gestantes)	11	3 - 32	18,2	4,89
	août (gestantes)	10	1 - 12	5,5	8,88
	non gestantes .	7	4 - 31	10,7	9,48
	sept. fin gest. et par-	5	3 - 15	10,8	4,69
	oct. turition				
	post-part.	7	1 - 32	15,7	11,57
	hivernage (décembre)	1		9,0	
jeunes	naissance	18	12 - 64	31,5	15,81
	1 ^{er} mois	5	33 - 46	40,0	6,40
	6 mois à 3 ans 1/2 (activité printemps)	6	5 - 45	20,8	13,67
	premier hivernage ...	3	14; 7; 23	14,0	

qué en raison des faibles variations du taux des basophiles. Le minimum s'observe en décembre; l'augmentation est lente jusqu'en août, puis rapide en septembre où se situe le maximum annuel. Les animaux en activité prolongée ou en cage chauffée ne montrent aucune différence. L'écart type le plus faible se situe en décembre, le plus élevé en septembre.

2) chez les femelles, les variations annuelles sont analogues. Les femelles gestantes présentent un accroissement brusque des basophiles en juillet, suivi d'une chute aussi brusque en août, puis d'une augmentation vers le moment de la parturition. Chez une post-parturiente en hivernage nous avons observé un pourcentage de basophiles faible, mais supérieur à celui des mâles. L'écart-type le plus faible se situe en mars, le plus élevé en octobre, chez les post-parturientes.

3) chez les vipéreaux à la naissance, le pourcentage des basophiles est deux fois plus élevé, environ, que celui des parturientes; ce chiffre s'élève encore au cours du premier mois, et demeure très supérieur à celui des adultes au cours de l'hivernage et des premières sorties de printemps.

4) on ne constate aucune variation significative du taux des basophiles pendant la mue ou la digestion des proies.

5. Divers

Dans ce groupe ont été notés les pourcentages des plasmocytes et des *globulo reticolare* de BABUDIERI, ou *leucocytes réticulaires* et *spongieux* de ZYLBERZAC, dont la présence dans le sang circulant n'est pas constante.

Les plasmocytes ne se rencontrent que chez la moitié, environ, des femelles et un peu moins de la moitié, chez les mâles, mais cette proportion reste sensiblement constante quelle que soit la saison. Le pourcentage des plasmocytes est toujours faible : il varie de 1 à 7 %, chez les mâles, et de 1 à 9 % chez les femelles.

La présence dans le sang des *globulo reticolare* semble liée à un facteur saisonnier; on les rencontre, en effet, chez les mâles :

— en juillet, chez à peine la moitié des sujets; — en août, septembre et octobre, chez les 3/4 des sujets; — en novembre, chez la moitié. Les valeurs extrêmes sont de 1 à 43 %, et les valeurs moyennes augmentent de juillet (2,8 %) à octobre (13 %), puis diminuent en novembre (1,5 %). Il semble que ces cellules disparaissent de décembre à juin.

Chez les femelles, les variations de ces cellules sont analogues à celles des mâles; elles s'observent :

— en juillet, chez 1/3 des sujets; — en août, chez les 3/4; — en septembre-octobre chez la moitié des femelles gestantes et les 8/10 des femelles non gestantes. Les valeurs extrêmes sont de 1 à 40 %, et les valeurs moyennes augmentent au début de juillet (1,3) vers un maximum de 15 %, en août; elles diminuent en octobre chez les post-parturientes (4,4 %), et chez les non gestantes (6,3 %).

DISCUSSION

Nous avons fort peu de données concernant l'hématologie des Serpents, pouvant servir de terme de comparaison avec les résultats obtenus chez *Vipera aspis*. Cette rareté des travaux est aggravée par le fait que, chez certains auteurs, l'absence de précisions sur les conditions de prélèvement rend inutilisable bon nombre de résultats. BABUDIERI, par exemple, trouve un nombre d'érythrocytes du

même ordre que celui que nous avons constaté chez *V. aspis*, mais nous ignorons la date des prélèvements et le sexe des individus. De même, le nombre d'érythrocytes, nettement plus élevé que chez les Vipères de l'ouest, noté par SALGUES chez les Vipères de Provence est vraisemblablement une moyenne; nous pouvons cependant supposer que cette différence est en rapport avec la répartition géographique de l'espèce. Les résultats obtenus par DASTUGUE, chez les Vipères d'Auvergne, permettent de constater que les valeurs moyennes de printemps sont comparables à celles que nous avons trouvées, alors que celles d'été et d'automne sont supérieures : peut-être s'agit-il, ici également, d'une variation entre des populations géographiquement différentes.

Les différences de l'érythrogramme suivant le sexe, sont connues chez les Amphibiens et les Tortues mais, à notre connaissance, le fait n'a jamais été signalé chez les Serpents. Nous pouvons seulement remarquer que, chez *V. aspis*, l'écart observé entre les valeurs des mâles et des femelles est du même ordre que celui qui a été signalé chez *Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*, et *Terrapene carolina*.

La courbe des variations annuelles du nombre des érythrocytes de *V. aspis* permet de comprendre les divergences d'interprétation, suivant les auteurs, au sujet de la latence hivernale. En effet, les résultats de DASTUGUE montrent une diminution du nombre des érythrocytes au printemps, et peuvent faire croire à une diminution en rapport avec la latence hivernale; en fait, il s'agit de Vipères sacrifiées en mars et avril et, par conséquent, en activité sexuelle de printemps. La diminution du nombre des érythrocytes à cette époque, ainsi que l'augmentation signalée par cet auteur, en juin, correspondent parfaitement au cycle que nous avons constaté. Les données obtenues chez d'autres Reptiles — Crotales et Tortues — semblent d'ailleurs confirmer ce mode de variation : — augmentation légère des érythrocytes au cours de la latence hivernale; — diminution au cours de l'activité sexuelle de printemps; — augmentation au début de l'activité estivale.

Le pourcentage des érythroblastes chez *V. aspis* montre que, comme chez de nombreux Amphibiens, l'érythropoïèse est assez importante au printemps, mais qu'elle n'atteint son maximum d'intensité qu'en automne et au début de l'hiver : il s'agit, en fait, non pas d'une augmentation printanière, mais d'une activité pré-hivernale qui s'atténue au cours de l'hivernage et, au printemps, se trouve à sa période terminale. Le cycle est donc essentiellement caractérisé par une érythropoïèse pré-hivernale et une période de repos estival, de mai à la fin de septembre. Il est à noter, en outre, que l'érythropoïèse automnale, dont l'importance est égale chez les

mâles et les femelles non gestantes, peut être très marquée chez certains jeunes, mais est extrêmement faible chez les post-parturientes. Ce fait est lié, vraisemblablement, à la disparition à peu près totale des corps gras chez ces Vipères qui, à la fin de l'automne, se trouvent dans des conditions nettement défavorables à une activité hématopoïétique. L'influence de la mue sur l'érythropoïèse semble indiscutable mais reste difficile à définir avec précision. Les résultats obtenus chez *V. aspis* concordent avec ceux de M.C. SAINT GIRONS, chez *V. berus* : l'augmentation du nombre des érythroblastes se produit immédiatement avant — et surtout quelques heures avant — la mue. Comme chez *V. berus*, cette érythropoïèse est à rattacher à l'activité thyroïdienne au moment de la mue.

Le taux moyen de l'hémoglobine que nous avons observé chez *V. aspis* se situe entre les valeurs, nettement plus faibles, mentionnées par BABUDIERI, et celles de SALGUES, deux fois plus élevées. Par contre, nos résultats se rapprochent de ceux de ALDER et HUBER chez l'Orvet, et de BABUDIERI chez les Couleuvres. Les variations observées au cours du cycle annuel sont faibles, mais montrent que les valeurs les plus élevées se rencontrent toujours à la fin de l'été, en automne, et au début de l'hiver.

En résumé, le cycle annuel de l'érythrogramme montre que les variations les plus importantes s'observent en automne : on trouve alors une augmentation du nombre des érythrocytes, un taux d'hémoglobine légèrement plus élevé, et surtout une érythropoïèse très marquée. Ce fait tend à prouver que la lignée érythrocytaire subit une période d'enrichissement, non pas au printemps comme on l'admettait généralement, mais en automne.

Le leucogramme de *Vipera aspis* n'a été étudié que par de rares auteurs : LOEWENTHAL, BABUDIERI et SALGUES. Malheureusement, les données fournies par ces deux derniers sont inutilisables comme termes de comparaison puisqu'elles ne portent pas d'indication de date ni de sexe. Par contre, LOEWENTHAL donne le leucogramme d'une Vipère bien définie : mâle de 64 cm, en juillet. La formule sanguine est tout à fait comparable avec le leucogramme moyen des mâles que nous avons examinés, à la même époque, et semble donc caractéristique de cette date du cycle :

	<i>lymphocytes</i>	<i>hétérophiles</i>	<i>éosinophiles</i>	<i>basophiles</i>
LOEWENTHAL :	34 %	30 %	22,4 %	10 %
DUGUY :	35,4 %	35,7 %	14,4 %	9,7 %

Nous avons retrouvé, chez *Vipera aspis*, les variations, suivant le sexe, mises en évidence par M.C. SAINT GIRONS chez *V. berus*.

Chez ces deux espèces on trouve un pourcentage de lymphocytes plus élevé chez les femelles, tandis que les hétérophiles, les éosinophiles, et les basophiles sont plus nombreux chez les mâles. Le nombre des lymphocytes est à son maximum, chez les femelles, à peu près au moment de l'ovulation, mais il est peu probable que celle-ci soit en cause puisque les valeurs sont également élevées chez les femelles dont les ovules arrivent à maturité, et chez les autres. Par contre, la gestation constitue un facteur très important de variation du leucogramme : on constate, en effet, que la diminution du nombre des lymphocytes est beaucoup plus marquée chez les femelles gestantes et s'accompagne, en contre partie, d'une augmentation générale des granulocytes. Chez les femelles gestantes, le pourcentage des hétérophiles semble lié, dans une certaine mesure, à la gestation puisque leur nombre augmente régulièrement jusqu'à la parturition, et diminue rapidement aussitôt après. Il est, par contre, difficile de préciser le rôle de la gestation dans les variations du pourcentage des basophiles et des éosinophiles.

Les plus importantes modifications du leucogramme de *V. aspis*, au cours du cycle annuel, sont sous la dépendance des variations numériques des éosinophiles et des basophiles, en pourcentage tout au moins sinon en valeur absolue. Au premier abord on pourrait penser qu'il s'agit d'une simple différence dans la formule sanguine traduisant, d'une part la période d'activité estivale, et de l'autre la latence hivernale; mais l'examen de certains faits montre que cette explication n'est pas suffisante. En effet, s'il est vrai que les valeurs extrêmes, tant pour les lymphocytes que pour les éosinophiles, s'observent en été et en hiver, il est à noter qu'il n'y a pas de passage rapide du leucogramme d'été au leucogramme d'hiver, à la fin et au début de la latence hivernale, mais une transformation progressive en automne et au printemps. Il ne semble pas que la température soit ici en cause puisque toutes les Vipères sacrifiées — qu'il s'agisse de celles de février, de juillet, ou d'octobre — se trouvaient à une température semblable (24° à 29°). Il est donc possible qu'il s'agisse d'un cycle intrinsèque.

A ce sujet, nous devons faire remarquer que le taux minimal des lymphocytes, et le taux maximal des éosinophiles, est atteint seulement pendant une courte période de l'hivernage et que cette date coïncide avec celle du solstice d'hiver. D'autre part, la comparaison avec la variation annuelle de la durée du jour montre que, d'une manière générale, le pourcentage des lymphocytes varie en fonction directe de celle-ci, alors que celui des éosinophiles varie en fonction inverse. Il est évident que cette interprétation ne doit pas être comprise dans un sens rigoureux, mais seulement dans la mesure où elle permet de fournir une explication aux modifications automnales qui conduisent vers le leucogramme caractéristique de

décembre, puis de celles qui amènent le retour progressif vers le type *activité estivale*. A ce sujet, nous pouvons remarquer qu'il n'est pas possible d'établir une coïncidence entre le solstice d'été et l'apparition du leucogramme type *activité estivale* : il semble qu'à partir d'une certaine durée de l'éclairement (14 h 30, environ) le leucogramme ne varie que très peu, et qu'il est nécessaire que la durée de l'éclairement redevienne inférieure à ce seuil pour que des modifications se produisent. En outre, il existe très vraisemblablement un facteur individuel, propre au cycle annuel d'activité de chaque Vipère, susceptible de modifier légèrement le cycle endogène type. Chez les femelles, par exemple, nous savons que le cycle annuel d'activité est nettement plus court que celui des mâles; or nous pouvons constater que le cycle des lymphocytes est également beaucoup moins étalé que chez les mâles. Les variations sont du même type mais s'effectuent plus rapidement et mettent en évidence un maximum en juin.

Chez *V. aspis* en hivernage se retrouve la lymphopénie signalée chez les Mammifères hibernants; par contre, l'éosinopénie qui l'accompagne chez ces derniers est à l'inverse de l'éosinophilie très marquée des Vipères. Il semble que ce fait soit propre aux Reptiles puisque MICHELS a déjà signalé une éosinophilie, de valeur analogue à celle de *V. aspis*, chez la Tortue *Chrysemys picta* en hivernage, en décembre. Dans une récente mise au point sur la régulation hormonale des éosinophiles du sang circulant, ASCHKENAZY (1957) a mis en évidence le rôle important des surrénales (cortico-surrénales). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que l'éosinophilie de l'hivernage, chez *V. aspis*, peut être en rapport avec la mise au repos du tissu interrénal.

En définitive, nous pouvons constater que le leucogramme observé en décembre ne caractérise pas l'hivernage, mais seulement une courte période à l'intérieur de celui-ci. Ce fait tend à prouver que les modifications de la formule sanguine s'effectuent indépendamment de la latence hivernale : le début ou la fin de celle-ci n'apporte aucune modification supplémentaire. Cependant, le rôle des facteurs écologiques propres à l'hivernage est indiscutable : toutes les Vipères gardées en cages chauffées, au cours de l'hiver, ou en activité prolongée, en novembre, gardent une formule sanguine du type estival.

CONCLUSIONS

Les variations des éléments figurés du sang de *Vipera aspis* fournissent, pour la détermination du cycle annuel, des données de grande valeur.

Il existe des différences, suivant le sexe, au niveau de toutes les catégories cellulaires : les mâles se caractérisent par un plus grand nombre d'érythrocytes et de granulocytes que les femelles qui, par contre, présentent des lymphocytes plus abondants. Chaque type d'élément figuré évolue suivant un cycle annuel qui lui est propre :

— le nombre des érythrocytes augmente d'octobre à mars, atteint une valeur élevée en été, et présente sa valeur la plus basse au moment des périodes d'accouplement (printemps et automne);

— le pourcentage des lymphocytes et des hétérophiles montre un maximum estival, celui des basophiles un maximum automnal mais, chez tous, on observe un minimum hivernal;

— le cycle annuel du taux des éosinophiles se caractérise par une variation très importante entre un maximum hivernal et un minimum estival.

Au cours de la période d'activité viennent se greffer sur le cycle annuel, quelques modifications secondaires : mue (érythro-poïèse et lymphocytose), et gestation (hétérophilie, éosinophilie, et lymphopénie). Le sang des vipéreaux à la naissance ne montre pas de variations suivant le sexe, mais se caractérise par une basophilie deux fois plus élevée que chez les adultes.

Les modifications importantes que l'on observe dans le sang, en octobre, mettent en évidence le rôle de premier plan joué par la période de pré-hivernage au cours du cycle annuel : l'érythro-poïèse qui atteint son maximum annuel, l'augmentation du taux d'hémoglobine et des érythrocytes, montre qu'il s'agit d'une période d'enrichissement du sang circulant. Le printemps, au contraire, ne constitue qu'une phase de transition, sans modifications caractéristiques.

Les variations de grande amplitude du pourcentage des lymphocytes et des éosinophiles permettent de définir deux leucogrammes types : l'un caractérise l'activité estivale, l'autre une courte période de l'hivernage. Le leucogramme *hivernal* n'apparaît qu'en décembre, et le début ou la fin de l'hivernage n'entraîne aucune modification directe de la formule sanguine. Toutefois les Vipères gardées en cage chauffée pendant l'hiver, ou en sorties exceptionnelles, en novembre, gardent un leucogramme de type estival.

Les variations des éléments figurés du sang traduisent l'existence d'un cycle annuel intrinsèque, présentant un certain parallélisme avec le rythme solaire annuel, et montrent que l'accomplissement de ce cycle ne peut avoir lieu en l'absence des conditions écologiques propres à l'hivernage.

CHAPITRE IV

GLANDES ENDOCRINES ET GLYCORÉGULATION

INTRODUCTION

L'histologie des glandes endocrines des *Squamata* est actuellement bien connue et a fait l'objet de mises au point récentes : SAINT GIRONS (1959-1960) pour l'hypophyse, THOMAS (1942) et GABE (1961) pour le pancréas, MILLER (1955) et WILHOFT (1958) pour la thyroïde, CHESTER JONES (1957) et GABE et MARTOJA (1961) pour les surrénales. Nous sommes, par contre, mal renseignés sur le plan de la physiologie et nous n'avons que des données fragmentaires sur le cycle annuel des glandes endocrines chez les Reptiles.

Nous avons donc été amenés à entreprendre, chez *Vipera aspis*, des recherches sur les variations histophysiologiques au cours du cycle annuel de l'hypophyse (SAINT GIRONS, DUGUY, 1961), de la thyroïde (SAINT GIRONS, DUGUY, 1961), des surrénales (MARTOJA, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961); l'étude du pancréas a été complétée par la détermination du taux de glycémie du sang et du glycogène hépatique (AGID, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961).

Dans le but d'éviter de nombreuses digressions hors du cadre de notre sujet, nous avons volontairement limité ce chapitre à l'examen des modifications des glandes endocrines et de la glycorégulation qui montrent une relation avec la période de latence hivernale.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'abondance du matériel nous a permis de régler le nombre de nos prélèvements en fonction des stades les plus intéressants, pour chaque organe, au cours du cycle annuel.

Chez 88 *Vipera aspis* adultes l'hypophyse a été fixée en priorité, après mise à nu des hémisphères cérébraux, par une immersion de 20 h dans le liquide de BOUIN-HOLLANDE, additionné de 10 % de sublimé à saturation. La tête était ensuite décalcifiée pendant 5 jours, puis déshydratée. La pièce était débitée en coupes sériées de 5 μ d'épaisseur, et les coupes immédiatement voisines colorées de 10 façons différentes. Chaque hypophyse a été traitée par les méthodes trichromiques usuelles et des combinaisons variées de la réaction de l'acide périodique SCHIFF (APS), la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique, et le bleu alcian à divers pH.

La thyroïde a été prélevée sur 115 spécimens adultes (65 mâles et 50 femelles) tués par décapitation. La glande était fixée au liquide de BOUIN en solution aqueuse, incluse à la paraffine, débitée en coupes de 5 μ d'épaisseur, et colorée par l'acide périodique SCHIFF-hématoxyline de GROAT.

Les surrénales ont été examinées chez 154 individus (81 mâles et 73 femelles) : l'une des glandes était fixée au BOUIN, les deux moitiés de

l'autre respectivement par le liquide de BAKER et de REGAUD, cette dernière fixation était suivie d'une post-chromisation de 5 jours. Le matériel destiné à l'étude histochimique des lipides a été coupé au microtome à congélation. Les pièces fixées au Bouin ont été colorées par les méthodes trichromiques usuelles, et l'acide périodique Schiff (APS) suivi d'hématoxyline de Groat et de picro-indigo-carmin. Sur les pièces fixées au RÉGAUD, la réaction à l'APS nous a permis d'identifier le glycogène et, avec la réaction phéochrome, d'étudier les modifications du tissu adrénal. L'examen des lipides de l'interrénale (biréfringents) a été fait, à la lumière polarisée, chez 45 individus.

Parmi les nombreux pancréas prélevés, 46 ont été étudiés (33 mâles, 13 femelles) de façon que tous les stades qui nous intéressaient soient représentés. L'organe était fixé au liquide de Bouin en solution aqueuse et les lames colorées à l'Azan, à l'hématoxyline chromique-phloxine, et à la fuschine paraldéhyde picro-indigo-carmin. Le rapport B/A était établi après numération de 500 cellules, environ, réparties dans des îlots de différentes tailles. Le pancréas de 10 mâles (3 en hivernage, 7 en activité) a été préparé en coupes sériées et les volumes respectifs des tissus exocrine et endocrine déterminés par dessin (projection) et pesées (AGID, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961).

Le taux de la glycémie a été mesuré chez 98 individus (62 mâles, 36 femelles). Les prélèvements ont été effectués en majorité (70) pendant la période d'activité; 28 ont été faits au cours de l'hivernage. Dans le but d'étudier l'influence de la température sur la glycémie, 25 Vipères en activité ont été soumises à des conditions expérimentales. Le sang était recueilli après décapitation et le glucose dosé suivant la méthode de SOMOGYI. Le dosage du glycogène hépatique a été effectué chez 70 Vipères (46 mâles, 24 femelles) : 14 prélèvements ont eu lieu pendant la latence hivernale et 56 au cours de la période d'activité. Le foie était prélevé immédiatement après décapitation, dissous au bain-marie dans la potasse à 30 %, et le glycogène précipité par l'alcool; le glucose était ensuite dosé suivant la méthode de SOMOGYI.

Hypophyse

Les travaux sur l'hypophyse, si l'on excepte ceux de DRAGER (1950) chez *Spilotes corais*, de SCHARRE (1951) chez *Thamnophis* sp., et de PANIGEL (1956) chez *Lacerta vivipara*, qui ont étudié la neurosécrétion, sont essentiellement consacrés à la *pars distalis* : PORRIS et CHARRIPER (1938), ALTLAND (1939), MILLER (1948) chez les Lézards, HATMAN (1943) et CIESLAK (1945) chez les Couleuvres (*Thamnophis*). Les récentes mises au point de HERLANT (1959) et de SAINT GIRONS (1959) ont précisé la terminologie des différentes cellules de la *pars distalis*, mais les variations de ces différents éléments sont encore peu connues. Un certain nombre de travaux sur ce sujet, chez les Reptiles, sont actuellement en cours mais n'ont fait l'objet que de notes préliminaires : *Crocodylus niloticus* (GABE et RANCUREL, 1958), *Testudo mauritanica* (GRIGNON et HERLANT, 1959), *Xanthusia vigilis* et *Thamnophis* sp. (MILLER, 1958), *Vipera aspis* et *Camaeleo lateralis* (SAINT GIRONS, 1959a et b).

L'hypophyse de *Vipera aspis* ne présente pas de particularités notables du point de vue anatomique, et la morphologie comparée des différents lobes a été précisée récemment (SAINT GIRONS, 1960).

Les variations du produit de neurosécrétion, mis en évidence par la fuschine paraldéhyde, ont été étudiées au niveau de la *pars nervosa*. Chez les mâles, celle-ci est généralement chargée de produit de neurosécrétion mais, à tout moment sauf en hiver, peut se trouver vidée chez certains individus. Chez les femelles, le produit de neurosécrétion est beaucoup moins abondant que chez les mâles. La neurohypophyse est pauvre en grains de sécrétion en été, plus chargée en hiver et au printemps, et toujours vide aussitôt après la parturition. Comme chez les mâles, à tout moment autre que l'hiver, quelques spécimens peuvent présenter une *pars nervosa* vidée de produit de neurosécrétion.

Le lobe intermédiaire est constitué de cordons allongés, garnis extérieurement de cellules prismatiques plus ou moins hautes. Le cytoplasme des cellules en activité est rempli de granulations denses, de taille moyenne, qui donnent modérément la réaction à l'APS, prennent la fuchsine paraldéhyde et, à un moindre degré, le bleu alcian. Chez les mâles s'observent, selon les individus, des variations considérables et imprévisibles, tant en ce qui concerne le volume de la *pars intermedia* que la taille et la vacuolisation des cellules chromophiles. Ces variations individuelles sont également importantes chez les femelles, mais montrent que les cellules du lobe intermédiaire sont en activité constante pendant l'oestrus de printemps et d'automne, et présentent une involution accentuée pendant l'automne et l'hiver suivant la parturition.

Dans la *pars distalis* de l'hypophyse de *Vipera aspis*, 5 catégories de cellules chromophiles ont été mises en évidence (SAINT GIRONS, 1959).

Les cellules *delta*, ou thyroïtropes, sont de petits éléments, de forme allongée, que l'on trouve éparpillés dans tout le lobe distal. Les grosses granulations dont elles sont pourvues donnent la réaction à l'APS, prennent la fuchsine paraldéhyde et le bleu alcian, et retiennent les colorants basiques. Pratiquement, ces cellules ne peuvent être reconnues avec certitude que lorsqu'elles présentent des signes de vive activité, presque d'épuisement (vacuolisation et dégranulation intenses). Chez les mâles, nous n'avons rencontré cet aspect que de la fin de février au début d'avril, au moment des premières sorties et pendant les semaines suivantes, et chez un individu sacrifié dans la semaine précédant la mue. Chez les femelles, nous n'avons trouvé de signes d'activité caractéristique qu'en fin de mars et début d'avril et au moment de l'ovulation.

Les cellules *beta*, ou gonadotropes FSH, sont localisées dans la région médiane et latérale. Ce sont de grands éléments ovoïdes donnant la réaction à l'APS et se colorant très légèrement par la fuschine paraldéhyde. Leur activité se marque par une dégranulation et une vacuolisation, parfois intense, accompagnées d'une diminution de taille. Chez les mâles, le cycle des gonadotropes FSH est visiblement en rapport avec la spermatogenèse. Après leur activité estivale ces éléments entrent progressivement en repos pendant l'automne et le début de l'hivernage. Le stade d'involution maximale, qui n'est d'ailleurs pas complète, est atteint en janvier. Dès le mois de février commence la brève période d'activité vernale, en même temps que les premières sorties. Chez les femelles mûres, l'activité des gonadotropes FSH correspond à l'œstrus d'automne, et l'hivernage à une période de semi repos; l'activité recommence dès le début de février, bien avant les premières sorties, et dure plus longtemps que chez les mâles. Chez les femelles post-parturientes, durant la fin de l'automne et l'hivernage, les cellules *beta* s'acheminent progressivement vers un stade d'involution complète, atteint en mars ou avril.

Les cellules *gamma*, ou gonadotropes LH, occupent tout le tiers rostral de la *pars distalis*. Ce sont des éléments prismatiques, pourvus de fines granulations très denses qui réagissent fortement à l'APS, se colorent par la fuchsine paraldéhyde et présentent des caractères nettement *amphophiles*. L'apparition massive de cellules commençant leur cycle sécréteur semble caractéristique d'une forte stimulation de longue durée; chez les vieilles cellules, c'est surtout le pourcentage d'éléments vacuolisés qui peut servir de critère d'activité. Les variations des cellules *gamma*, chez les mâles, suggèrent la présence de deux brèves périodes de repos, en décembre et à la fin juin, et de deux périodes d'activité : la plus prononcée de janvier à mai, avec un maximum au début de février, l'autre moins intense en septembre. Chez les femelles, on peut distinguer : une période de très forte activité au printemps de la première année, une brève période de forte activité peu après la parturition, une période d'activité modérée — correspondant à l'œtrus d'automne — et deux périodes d'involution profonde, l'une brève et brutale juste avant la parturition, l'autre beaucoup plus longue et progressive au printemps de la deuxième année du cycle. Pendant l'hiver et en été, le repos des cellules *gamma* est très relatif.

Les cellules *alpha*, éléments arrondis de taille moyenne, occupent le tiers caudal de la *pars distalis*; elles se colorent en orange à l'APS-orange G, et ne réagissent ni à l'APS, ni à la fuchsine paraldéhyde. Leur activité se marque par une dégranulation plus ou moins forte, commençant à l'extrémité caudale du lobe antérieur, et la présence de petites vacuoles sans localisation élective.

En général, chez les mâles, les cellules *alpha* sont fortement chargées de grains de sécrétion; une dégranulation plus ou moins marquée peut apparaître à n'importe quelle saison de l'année, sauf pendant l'hivernage, mais elle est constante, bien que légère, à la fin de février et en mars et de façon beaucoup plus prononcée durant les mois de juillet et d'août. Chez les femelles il existe une liaison très nette entre le pourcentage des cellules dégranulées et le stade du cycle sexuel : la dégranulation est constante et généralisée de février à avril et en septembre-octobre ainsi que pendant la parturition.

Les cellules X se rencontrent dans la région médio-rostrale; ce sont des éléments de petite taille et les colorations trichromiques qui les mettent en évidence ne peuvent être standardisées et donnent des résultats inconstants, ce qui rend délicate la comparaison d'un animal à l'autre. Chez les mâles, il existe une courte période d'activité en janvier, suivie d'un repos apparent de mars à mai; l'activité semble reprendre en juin et durer jusqu'en novembre; elle semble nulle en décembre. Chez les femelles on constate un repos en décembre et deux périodes d'activité : la première en mars-avril, la seconde en fin septembre - début d'octobre. Le reste du temps l'aspect des cellules X est celui d'une activité faible, ou d'un repos relatif.

Aucune corrélation n'a pu être établie jusqu'ici entre les variations importantes du produit de neurosécrétion et les autres éléments du cycle annuel, mise à part l'influence de la parturition. Il est, par conséquent, impossible d'affirmer l'existence d'un cycle annuel de la neurohypophyse. Nous pouvons seulement constater que les facteurs qui peuvent vider, à tout moment, la *pars nervosa* de son produit de neurosécrétion n'agissent plus au cours de l'hivernage et que, de ce fait, il existe une phase de repos hivernal.

Le lobe intermédiaire n'apporte, malgré ses variations considérables, aucune donnée nouvelle sur le cycle annuel : tout au plus peut-on noter l'involution hivernale que présentent les femelles post-parturientes.

Les éléments les plus importants du cycle annuel nous sont donnés par les modifications visibles au niveau des différentes catégories cellulaires de la *pars distalis*. Toutefois, nous devons en excepter les cellules *delta* : manifestement, leur examen ne permet de repérer que les pointes extrêmes de l'activité thyroïdienne, mais non d'étudier leurs variations annuelles. Le cycle des gonadotropes FSH montre que leurs variations les plus importantes sont liées à la spermatogenèse, chez les mâles, et à l'oestrus chez les femelles; l'hivernage n'entraîne qu'une involution partielle chez les deux sexes. Il est à noter que la reprise d'activité, chez les femelles, a lieu en janvier alors que les sujets sont encore en hivernage et

ne sortiront qu'un mois et demi après. Les cellules *gamma*, ou LH, montrent un cycle différent chez les deux sexes : chez les mâles, il existe une phase de repos hivernal, alors que, chez les femelles, le repos des cellules *gamma* n'est que très relatif. Chez les mâles, ce sont des cellules *gamma*, et non les cellules *beta*, comme chez les femelles, qui reprennent leur activité dès janvier, environ un mois avant les premières sorties. Il est intéressant de remarquer que, dans les deux cas, ce sont les éléments qui, de façon prépondérante, influencent le comportement sexuel dont le cycle paraît endogène : c'est-à-dire les gonadotropes FSH chez la femelle, et LH chez le mâle. Il semble que les cellules *alpha* passent par un stade de repos hivernal, mais aucun facteur de dégranulation n'a pu être mis en évidence chez les mâles, ce qui rend impossible l'interprétation du cycle. Il en est de même pour les cellules X, difficiles à comparer d'un sujet à l'autre, mais qui, elles aussi, semblent présenter une période d'inactivité en hiver.

En définitive, ces données mettent en évidence une analogie avec le cycle hypophysaire des Mammifères hibernants, chez lesquels ont été déjà signalés l'hypoactivité hypophysaire précoce en automne et la reprise de l'activité en janvier et février, quand l'animal est encore endormi (KAYSER et ARON, 1938; KAYSER, 1957). Chez *Vipera aspis*, le repos hivernal est particulièrement visible au niveau de la neurohypophyse, des cellules *alpha* (présumées corticotropes), et des cellules *delta* (thyrotropes). L'involution n'est jamais aussi complète chez les éléments gonadotropes, et le fait que les cellules *gamma*, chez les mâles, et les cellules *beta*, chez les femelles, présentent une reprise d'activité plus d'un mois avant les premières sorties tend à prouver que les variations hypophysaires ne sont pas déterminées par le début et la fin de l'hivernage, mais traduisent l'existence d'un cycle intrinsèque.

Thyroïde

Les variations de la thyroïde chez les Reptiles ont été étudiées exclusivement chez les Lézards. Les premières données mettant en valeur l'existence d'un cycle annuel d'activité de cette glande ont été fournies par EGGERT (1933-1935) qui constate des variations saisonnières importantes chez *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, et *L. muralis*. En 1938, EVANS et HEGRE montrent que le repos hivernal de cet organe, constaté dans les zones tempérées froides, n'existe pas dans les régions plus chaudes où les Lézards (*Anolis carolinensis*) sont actifs toute l'année. L'étude du cycle a été reprise par MILLER (1955), chez *Xanthusia vigilis*, puis par WILHOF (1958), chez *Sceloporus occidentalis*; mais, à notre connaissance, aucun travail n'a été effectué chez les Serpents.

L'aspect histologique de la glande thyroïde, s'il donne une idée générale de l'activité de la glande, ne permet pas toujours de préciser à quel stade exact de son cycle fonctionnel se trouve celle-ci. De façon un peu arbitraire, et en nous aidant des données histophysiologiques acquises chez les Mammifères hibernants (HEYL et LAQUEUR, 1934; KAMPPELMANN, 1937; DESMARAIS et LAHAM, 1960) nous avons défini 5 stades d'activité thyroïdienne croissante de 0 à IV, ainsi que deux stades intermédiaires dont la signification particulière semblait probable (SAINT GIRONS et DUGUY, 1961). Le stade 0 correspond à une activité très faible, ou nulle; le stade I à une activité très faible; le stade II à une activité moyenne; le stade III à une activité forte; le stade IV à une activité très forte. En outre les stades 0-I correspondent à un début d'activité excrétrice, après un repos plus ou moins prononcé, et le stade II-0 à une fin d'activité de remise en charge.

L'hivernage tout entier est une période de semi-repos; les thyroïdes sont au stade I, que l'on peut trouver également pendant la vie active mais, compte tenu de la température, leur activité doit être extrêmement faible. Chez les mâles, celle-ci reprend progressivement dès les premières sorties mais ce n'est qu'à la fin du mois de février et jusqu'à la fin du mois d'avril c'est-à-dire pendant la période d'accouplement, que l'on remarque les signes d'une activité importante, correspondant aux stades II et III. A partir du mois de mai et jusqu'au mois d'août, bon nombre de thyroïdes sont au stade I, ce que l'on peut assimiler à une faible activité d'entretien. Toutefois, chez un tiers des individus environ, les glandes sont au stade II. Un examen attentif des conditions dans lesquelles ils se trouvent montre qu'il s'agit d'animaux qui vont muer ou qui sont en cours de digestion. Durant une assez brève période, en septembre et au début d'octobre, tous les individus présentent des thyroïdes actives, du niveau du stade II. Le repos est la règle avant le début de l'hivernage.

Chez les femelles, les premières sorties sont un peu plus tardives que chez les mâles et il en est de même pour la reprise de l'activité thyroïdienne. Cependant, celle-ci est assez rapide : le stade II est atteint avant la fin du mois de mars et le stade III dès le début d'avril. La période d'activité vernale est assez brève et, contrairement à toutes les prévisions, en mai bon nombre d'individus en pleine vitellogenèse ont présenté des thyroïdes au repos. Comme chez tous les Reptiles déjà étudiés de ce point de vue, l'ovulation correspond à une forte activité — stade III — de courte durée. Une nouvelle période de repos s'installe pendant la gestation, tandis que la parturition et la quinzaine qui suit se signalent par une grande irrégularité, témoignant d'une instabilité endocrine que nous avons retrouvé, à cette date, au niveau de l'hypophyse et des sur-

rénales. Chez les femelles dans la deuxième année de leur cycle, l'activité vernale de la thyroïde commence à la même date que chez les femelles mûres, mais elle est moins intense et se termine plus tôt. Le stade I est fréquent du début de mai à la fin d'août. A ce moment, les femelles entrent en oestrus et, de la fin de septembre au début d'octobre, on constate une deuxième période d'activité thyroïdienne, d'intensité analogue à la première, c'est-à-dire assez faible. Comme chez les mâles, durant toute la période active quelques individus prêts à muer ou en cours de digestion peuvent présenter des thyroïdes au stade II, ou exceptionnellement III, alors que leurs congénères sont au stade I.

Dans l'ensemble, les observations faites chez *Vipera aspis* confirment les résultats obtenus par plusieurs auteurs. Toutefois, quelques différences sont à noter : tout d'abord, une période d'activité thyroïdienne automnale semble la règle, chez les deux sexes, alors qu'elle est exceptionnelle chez les Lézards. D'autre part, la pointe d'activité synchrone de l'ovulation est nettement détachée du maximum correspondant aux premières sorties et à l'accouplement. Ces deux phénomènes sont à rapprocher du cycle sexuel différent des Serpents qui, dans la zone tempérée, présentent une deuxième période d'activité sexuelle, et chez lesquels la ponte ovulaire n'a lieu que deux mois après l'accouplement. Enfin, l'alimentation des Vipères par grosses proies espacées diffère essentiellement des multiples repas quotidiens des Lézards et il n'est pas étonnant que, dans le premier cas, on constate des variations acycliques de l'activité thyroïdienne. Chez les Vipères, se retrouvent les variations saisonnières mises en évidence chez les Mammifères hibernants : intense, mais courte, activité thyroïdienne au printemps, involution progressive dès septembre vers un repos hivernal (KAYSER, 1950). Toutefois, il est à noter que si la reprise de l'activité de la thyroïde s'observe à la même date (février) chez les Mammifères hibernants et les Vipères, elle coïncide chez *V. aspis* avec la fin de l'hivernage, alors que chez les Lérots elle se situe bien avant la fin de l'hibernation (LACHIVER, OLIVEREAU, KAYSER, 1957).

En résumé, chez *Vipera aspis* nous pouvons constater que l'activité thyroïdienne correspond à la reprise de la vie active et à l'accouplement, chez les deux sexes, ainsi qu'à l'ovulation chez les femelles, mais non à la spermatogenèse chez les mâles. En mars-avril les deux facteurs se conjuguent, tous les deux ans chez les femelles, tous les ans chez les mâles, pour donner une période d'activité intense. La phase de repos de la glande s'observe pendant toute la durée de l'hivernage, mais il est à noter que l'apparition de ce stade est de règle avant l'entrée en hivernage.

Surrénales

Peu de travaux ont été consacrés aux variations saisonnières de la glande surrénale chez les Reptiles. BIMMER (1950) chez *Lacerta* sp., constate que le volume du tissu cortical — exprimé en unités arbitraires — passe de 64 en juin à 132 en août, tandis que celui du tissu adrénal varie de 18 à 111 au cours de la même période. D'après PANIGEL (1956), chez *Lacerta vivipara*, le volume du tissu interrénal augmente avec l'activité sexuelle et la gestation, tandis que le tissu adrénal se modifie peu. WRIGHT (cité par CHESTER JONES, 1957) signale que chez *Natrix natrix* le poids de la surrénale est plus élevé en été qu'en hiver. Enfin, chez *Thamnophis elegans*, FOX (1952) trouve une augmentation significative du volume des cellules interrénales au printemps, pendant la période de reproduction.

Chez *Vipera aspis*, le tissu interrénal, qui forme la majeure partie de l'organe, est disposé en cordons limités par une membrane basale qui se rattache à la capsule conjonctive. Les cellules interrénales sont prismatiques et le cytoplasme, faiblement acidophile, présente un nombre variable de vacuoles correspondant aux inclusions lipidiques dissoutes sur les coupes à la paraffine. Les lipides « neutres » sont rares, contrairement aux lipides acides parmi lesquels on peut identifier des stéroïls. Le tissu adrénal est représenté par une couche dorsale superficielle et par des îlots disséminés au contact des sinus sanguins. Dans la couche dorsale on rencontre uniquement des cellules dont les caractères correspondent à ceux de la cellule rhagiochrome de PICARD, tandis que les îlots sont constitués d'éléments dont les caractères correspondent à ceux de la cellule rhagiochrome de PICARD. Les deux catégories de cellules adrénales donnent fortement la réaction phéochrome. Les caractères cytologiques et histochimiques permettent de considérer les cellules de la couche dorsale comme élaborant la noradrénaline, celles des îlots comme élaborant l'adrénaline.

L'examen des lipides biréfringents, visibles en lumière polarisée, permet d'effectuer un certain nombre de constatations, malgré des variations individuelles considérables. Chez les deux sexes, durant l'hivernage, la teneur de l'interrénale en lipides biréfringents est toujours élevée, ce qui correspond en principe à un stade de repos. Chez les mâles, cette abondance diminue brusquement aux premières sorties; à partir de ce moment et durant toute la période active, on constate d'importantes variations irrégulières. A n'importe quelle date, l'interrénale peut apparaître vidée de ses lipides biréfringents, mais on ne peut les trouver en grande abondance, et chez certains spécimens seulement, que de mai à juillet. Chez les femelles qui vont se reproduire, la teneur en lipides biréfringents n'est jamais élevée après les premières sorties et jusqu'au mois

d'avril. Elle semble augmenter en mai, puis diminue brutalement au moment de l'ovulation et croît de nouveau pendant la gestation. La parturition correspond à une deuxième vidange, complète mais brève, de la glande interrénale en lipides biréfringents. Ceux-ci apparaissent de nouveau, chez la majorité des post-parturientes, d'octobre à août de l'année suivante, c'est-à-dire pendant toute la durée de l'anoestrus, et ne diminuent de façon passagère qu'en septembre et octobre de la deuxième année du cycle, au moment de l'accouplement automnal. Comme chez les mâles, à tout moment de l'année autre que l'hivernage, il est possible de trouver des surrénales pauvres ou très pauvres en lipides biréfringents.

L'abondance du glycogène dans l'interrénale est variable au cours de l'année. Chez les mâles, de très nombreux grains de glycogène apparaissent au mois d'octobre, donc avant l'hivernage. De novembre au début de février la glande en est très riche. Ils diminuent en nombre au moment des premières sorties, ou peu après, en commençant par les cordons périphériques. Toutefois, ce n'est qu'à la fin du mois de mai que le glycogène se raréfie nettement dans l'interrénale où il ne subsiste guère, en abondance variable mais faible, que dans les cordons centraux; il réapparaît seulement en octobre. Chez les femelles, l'enrichissement automnal en glycogène a lieu en même temps que chez les mâles, et la glande en est tout aussi abondamment pourvue pendant l'hivernage. La diminution a lieu après les premières sorties, c'est-à-dire au début de mars; elle est assez rapide et pratiquement, à partir du mois de mai et jusqu'à l'automne, chez les femelles gestantes comme chez les femelles en anoestrus, les cordons de l'interrénale sont très pauvres en glycogène. Cependant, une certaine irrégularité se manifeste, à partir du mois d'août, chez les femelles dans la dernière année de leur cycle.

La morphologie de la glande interrénale présente d'importantes variations individuelles, et nous n'avons pu mettre en évidence qu'un seul phénomène constant : au moment des premières sorties, donc à une date variable suivant le sexe, les cordons périphériques s'hypertrophient et se vident de glycogène, tout en gardant leurs lipides biréfringents; par contre, les cordons centraux sont beaucoup plus petits et montrent encore du glycogène, tandis que les lipides biréfringents sont sensiblement moins abondants que pendant l'hivernage. Mises à part les modifications vernaies que nous venons de décrire, il ne semble y avoir aucune corrélation constante entre la taille des cordons de l'interrénale, l'abondance des lipides biréfringents, et la présence de glycogène.

Durant les mois de novembre et décembre, le tissu adrénal est visiblement au repos. Les cellules à noradrénaline et à adrénaline

sont de petite taille et bourrées de grains de sécrétion très chromophiles. Toutefois, il ne s'agit pas d'une involution profonde et un certain nombre de noyaux restent arrondis et de grande taille. L'activité reprend avant la fin de l'hivernage, dès le mois de janvier chez les mâles, un peu plus tard chez les femelles. Dans un premier temps, qui dure jusqu'un peu après les premières sorties, on constate une simple dégranulation des cellules, sans augmentation de taille; apparemment, il s'agit d'une excrétion progressive du matériel stocké, sans sécrétion importante. Celle-ci se produit un peu plus tard. Au début d'avril, chez les deux sexes, l'activité semble maximale : cellules de grande taille, très profondément dégranulées et souvent pourvues de petites vacuoles. Dès la première quinzaine de mai (un peu plus tard chez les femelles mûres), la glande adrénaie est revenue à une activité modérée. Cet aspect persiste jusqu'en août, bien que le pourcentage d'éléments vacuolisés diminue régulièrement, surtout chez les femelles, mais sans jamais tomber à zéro. Une deuxième poussée d'activité, moins intense qu'en mars-avril, a lieu de la fin d'août au début d'octobre. Dès la deuxième quinzaine de ce mois, et alors que les Vipères sortent encore, le tissu adrénal est revenu à un repos aussi complet que pendant l'hivernage. L'uniformité d'aspect du tissu adrénal, chez les animaux formant un lot homogène, est remarquable. Les variations cycliques de ce tissu chez les mâles et les femelles sont très semblables et probablement assez indépendantes du cycle sexuel. Toutefois, la régression estivale semble moins prononcée chez les mâles, pour les deux catégories cellulaires.

On sait que l'abondance des lipides totaux et surtout des lipides biréfringents représente le critère le plus sûr d'activité du cortex surrénal chez les Mammifères. On peut affirmer que la période d'hivernage coïncide chronologiquement avec une grande richesse du tissu interrénal en lipides béréfringents, ce qui correspond très certainement à un état d'hypofonctionnement. De même, la diminution des lipides biréfringents lors du réveil printanier a, selon toute vraisemblance, la signification d'une activation de l'organe. A cette activation succède une nouvelle accumulation de lipides, d'ailleurs très irrégulière et sujette à de larges variations individuelles. Chez les femelles, la disparition régulière des lipides biréfringents pendant l'ovulation et la parturition, correspond vraisemblablement à une vive décharge hormonale. Les variations du glycogène histochimiquement décelable sont parallèles, dans l'ensemble, à celles des lipides biréfringents : il semblent avoir, chez *V. aspis*, la même signification que chez les Mammifères hibernants, l'activation du cortex se traduisant par une diminution du glycogène histochimiquement décelable. Les modifications histologiques des cellules adrénales peuvent être interprétées de façon classique,

la dégranulation ayant la signification d'une mise en circulation du produit de sécrétion; de ce point de vue, l'homogénéité des différents lots examinés est remarquable. Ici encore, on constate que l'hivernage correspond à une période de repos de la glande, mais qu'il est particulièrement intéressant de noter la reprise d'activité un mois avant les premières sorties. De plus, il convient d'insister sur le fait qu'il ne se produit pas, en novembre et décembre, d'invololution profonde; ces données s'accordent avec les conclusions de KAYSER qui estime que, chez les Mammifères hibernants, « cette transformation ne peut être équivalente à une suppression fonctionnelle car la surrénalectomie réduit le sommeil et conduit à la mort ».

En définitive, nous pouvons interpréter ces observations en admettant que la glande interrénale est toujours au repos pendant l'hivernage, que l'activité sexuelle — accouplement et spermatogénèse chez les mâles, oestrus chez les femelles — correspond à une activité moyenne, avec une brusque décharge hormonale pendant la parturition et l'ovulation, mais qu'à tout moment de la période active un facteur acyclique — stress ou autre — peut déterminer une activité passagère de la glande. La glande adrénale présente des variations cycliques caractérisées par deux phases de repos : l'une hivernale, sans involution profonde, l'autre estivale; le maximum d'activité se situe en avril et une seconde période d'activité, moins intense, survient en septembre. Il convient d'insister sur le fait que la reprise d'activité du tissu adrénal a lieu avant la fin de l'hivernage et la mise au repos avant l'entrée en hivernage. Cette activité semble étroitement liée à la vie végétative, et sous la dépendance d'un facteur intrinsèque indépendant du cycle sexuel.

Pancréas

Chez les Poikilothermes l'étude des variations saisonnières des îlots de LANGERHANS n'a été abordée que chez les Anoures. ARON et SCHWARTZ (1925) ont constaté que de novembre à mars les îlots de LANGERHANS apparaissent généralement plus volumineux avec des cellules remplies de grains de sécrétion, tandis que les îlots de printemps se composent de cellules étroites et dégranulées.

L'histologie du pancréas a été suffisamment bien étudiée chez les Serpents (THOMAS, 1942; GABE, 1961) et nous rappellerons simplement que les îlots de LANGERHANS, composés de cellules A et B, sont de taille très variable, et presque tous rassemblés dans la région de l'organe voisine de la rate.

Les cellules A, constamment plus abondantes que les B, ne présentent pas de modifications saisonnières notables. A aucun mo-

ment, nous n'avons noté de signes d'activité intense, bien qu'il existe toujours un certain nombre de grandes cellules partiellement dégranulées et visiblement fonctionnelles. Les cellules B se présentent habituellement sous trois formes différentes : de petits éléments allongés, très fortement chargés de sécrétion, des éléments de taille moyenne fortement chargés de grains de sécrétion ou plus ou moins dégranulés, et de grandes cellules à des degrés variables de dégranulation. Ces divers stades sont présents à toutes les saisons, mais leur pourcentage respectif varie légèrement : durant

Stade du cycle	Dates	Nombre d'animaux	Rapport B/A	Rapport R/Y
Hivernage	décembre	11 Vipères	0,500	2,22
	fév.-mars	7 —	0,528	1,91
Activité	avril	12 —	0,515	1,91
	mai-sept.	8 —	0,520	1,91

l'hivernage et au moment des premières sorties, le nombre des petits éléments très chromophiles est plus grand que durant l'été tandis que les grandes cellules dégranulées sont moins nombreuses. Ces constatations suggèrent une activité presque constante avec cependant une légère involution qui dure aussi longtemps que le jeûne et, par conséquent, plus longtemps que l'hivernage. Chez *V. aspis*, le pourcentage des cellules A et B dans les îlots de LANGERHANS (rapport B/A) ne varie pas de façon significative au cours de l'année et est toujours compris entre 0,43 et 0,60. Le rapport de RICHARDSON-YOUNG — ou pourcentage du tissu endocrine par rapport au tissu exocrine — paraît sensiblement plus élevé en hiver que durant la période active. Compte tenu des très faibles modifications apparentes des îlots de LANGERHANS, il semble qu'il s'agit d'une involution du pancréas exocrine pendant l'hivernage. Nous ne nous sommes que peu préoccupés de ce dernier : signalons toutefois que les grains de zymogène, colorés par la fuschine paral-déhyde ou par l'orange-G des diverses colorations trichromiques, sont toujours absents en hiver et peuvent, ou non, être présents en grand nombre d'avril au début d'octobre. La fixation des pièces en liquide de BOUIN ne permet pas, cependant, d'insister sur ce phénomène.

Nous n'avons pas observé, chez *Vipera aspis* en hivernage, l'augmentation du rapport B/A signalé par KAYSER chez le Hamster et le Spermathophile. Durant toute l'année, les variations individuelles de ce rapport ont été extrêmement faibles, à peine supérieures à

la marge de variation due à l'imprécision de la méthode de numération. Il paraît logique de penser que, comme l'a trouvé MOSCH chez les Chauve-Souris, les modifications liées à l'hivernage n'apparaissent pas dans le rapport B/A, mais sont visibles au niveau des cellules. Une activité réduite du pancréas endocrine pendant l'hibernation a été signalée chez les Mammifères hibernants : chez le Hérisson (ALLARA), le *Spermophile* (MAYER et BERNICK) et les *Cheiroptères* (AZZALI), il en est de même chez les Anoures (ARON et SCHWARTZ). Chez les Vipères, seules les cellules B laissent voir des modifications morphologiques saisonnières, caractérisées par l'augmentation, en hiver, du pourcentage des éléments de petite taille, très chargés en grains de sécrétion et visiblement au repos, tandis que ce sont les grands éléments actifs, plus ou moins dégranulés, qui dominent en été. Toutefois, la différence est faible et l'aspect histologique plaide en faveur d'une activité constante, un peu plus faible en hiver. Chez les cellules A, durant toute l'année le pourcentage des éléments franchement impliqués est sensiblement le même (12 %). Des variations dans le nombre des grandes cellules actives, plus ou moins dégranulées ou vacuolisées, sont perceptibles : mais il s'agit de différences individuelles et nous n'avons pu mettre en évidence un caractère saisonnier. La disparition des grains de zymogène au cours de l'hiver, dans les cellules exocrines, ainsi que la légère augmentation du rapport de RICHARDSON-YOUNG à cette époque, suggèrent une certaine involution du pancréas exocrine, ce qui serait parfaitement en accord avec le repos prolongé des fonctions digestives.

En résumé, l'étude histologique du pancréas de *Vipera aspis* ne révèle que peu de modifications pendant l'hivernage. Le rapport cellules B/cellules A reste à peu près constant toute l'année; la réduction de l'activité sécrétrice des cellules B au cours de l'hiver, comme la légère augmentation du rapport R/Y, et la disparition des grains de zymogène, est probablement à rattacher au jeûne et non à l'hivernage.

Glycorégulation

La glycémie a été déterminée chez un certain nombre de Reptiles, et semble plus élevée chez les Lézards (MILLER, 1956-1958) que chez les Serpents. Les résultats relatifs aux variations saisonnières font apparaître de notables divergences suivant les espèces étudiées. PRADO (1946) admet que la glycémie ne présente pas de cycle saisonnier chez *Bothrops jararaca* et *Phylodryas sp.*, au Brésil; chez les Tortues, *Terrapene carolina* et *Pseudemys scripta elegans*, HUTTON et GOODNIGHT (1957) observent des glycémies élevées au cours de l'hivernage, mais avec des valeurs extrêmes très éloignées:

KHALIL et YANNI (1959) constatent, chez *Uromastix aegyptius*, des valeurs relativement basses pendant l'activité sexuelle et un taux minimum en juillet; des variations importantes ont été rapportées par HOPPING (1923) chez l'Alligator : les valeurs sont plus basses à la fin de l'automne et en hiver qu'au printemps.

Les modifications des réserves de glycogène hépatique ont été mises en évidence chez les Anoures : SCHWARTZ et BRICKA (1924), ARON et SCHWARTZ (1925), GOLDFEDEROVA (1926), ont montré que chez *Rana temporaria* et *R. esculenta*, le glycogène diminue à partir du printemps vers un minimum estival (2 à 6 %) puis remonte en automne vers un maximum hivernal (14 à 19 %).

Nous avons étudié, chez *Vipera aspis*, les variations de la glycémie, en essayant d'en préciser les facteurs et de mettre en évidence l'influence de la latence hivernale. En outre, les réserves du glycogène hépatique et, dans quelques cas, le glucose libre du foie ont été déterminés. L'influence de la température a été étudiée, d'une façon plus expérimentale, sur quelques séries de Vipères. L'ensemble de ces résultats a déjà été exposé (AGID, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961) et nous attacherons seulement à étudier la glyco-régulation dans ses rapports avec la période d'hivernage.

Les résultats des dosages du sucre sanguin, aux différents moments du cycle, permettent de faire plusieurs constatations :

- la glycémie est très basse en décembre (moyenne = 7 mmg %);
- elle s'élève dès le mois de janvier, alors que les animaux sont encore en hivernage (moyenne = 20 mmg %);
- durant presque toute la période active, on constate des variations très importantes dans le taux de la glycémie, mais sa valeur moyenne tend à s'élever (avril = 27 mmg %; juin = 29; août-septembre = 40);
- au mois d'octobre, avant l'hivernage, les glycémies sont élevées (moyenne = 32) et très homogènes (comprises entre 29 et 34).

De toute évidence, nous nous trouvons en présence d'un phénomène à déterminisme polyfactoriel et quelques expériences étaient nécessaires, notamment en ce qui concerne l'influence propre de la température. Malgré les variations individuelles qui sont de règle avec la glycémie, on peut constater que :

- un réchauffement de quelques heures, analogue à l'insolation diurne, montre déjà une action sensible sur le taux de la glycémie;
- deux jours sont suffisants pour que celui-ci se stabilise, après une variation de température de l'ordre de 10 à 15°;
- à une augmentation de la température de 10° pendant plus de 48 heures correspond une augmentation de la glycémie, qui est de l'ordre de 15 mmg %;

— enfin, et surtout, pour une même température la glycémie se stabilise à un niveau différent selon l'époque de l'année.

Les dosages de glycogène hépatique montrent des variations individuelles considérables : des chiffres allant de 775 à 4 530, ou de 2 002 à 8 000, ont été trouvés dans des lots apparemment homogènes (1). Trois faits seulement paraissent se dégager des résultats : d'une part, un jeûne prolongé, entraînant une réduction considérable des corps gras, n'est pas incompatible avec des réserves de glycogène de l'ordre de 1 000 à 2 000. D'autre part, ces dernières sont généralement importantes (de 2 000 à 8 000) au mois d'octobre, juste avant l'hivernage. Enfin, le glycogène hépatique est généralement moins abondant entre la fin d'avril et le début de septembre. Nous n'avons pas trouvé de rapport direct entre l'alimentation et le glycogène hépatique.

Chez *Vipera aspis*, nous retrouvons les valeurs basses de la glycémie, communes aux Serpents d'après la majorité des auteurs. Toutefois, il existe d'importantes variations individuelles ou saisonnières, dont le déterminisme est visiblement polyfactoriel. Nous avons vu que la valeur de la glycémie peut être, dans des conditions bien déterminées, une fonction assez stricte de la température ainsi que AHLGREEN, et SCHWARTZ et BRICKA l'avaient signalé chez les Grenouilles. Mais il est non moins clair que cet effet varie beaucoup avec l'époque de l'année, donc avec l'état endocrinien. Nos résultats sont nets à cet égard : en décembre, la glycémie est beaucoup plus basse qu'en janvier, bien que la température soit légèrement plus élevée; en avril, on ne réussit pas à ramener la glycémie à un taux aussi bas qu'en décembre, même si la température atteint $+4^{\circ}$. Il y a donc une régulation de la glycémie par la température, mais à des niveaux différents suivant l'état du cycle. Il est tentant de rapprocher ces résultats de ceux qui ont été obtenus chez les Mammifères hibernants. La plupart des auteurs admettent une hypoglycémie pendant le sommeil hivernal. AGID et POPOVIC (1957) ont donné de nombreuses valeurs glycémiques chez *Citellus citellus*, soit au cours du sommeil, soit chez l'animal réveillé, soit à des temps variables au cours du réveil. La température centrale variant de $+8^{\circ}$ à $+37^{\circ}$, on trouve des valeurs s'échelonnant de 26 mmgr % à 120 mmgr %, avec une assez bonne proportionnalité; on peut d'ailleurs observer que les valeurs glycémiques obtenues jusqu'à $+30^{\circ}$ sont grossièrement voisines de celles des Vipères. L'existence d'un niveau glycémique donné, en fonction de la température, et toutes choses égales par ailleurs, paraît donc un phénomène assez général chez les Vertébrés : normal chez les Poïkilothermes, elle apparaît chez les Mammifères, hibernants ou non, au moment où

(1) Taux du glycogène hépatique exprimé en mmgr %.

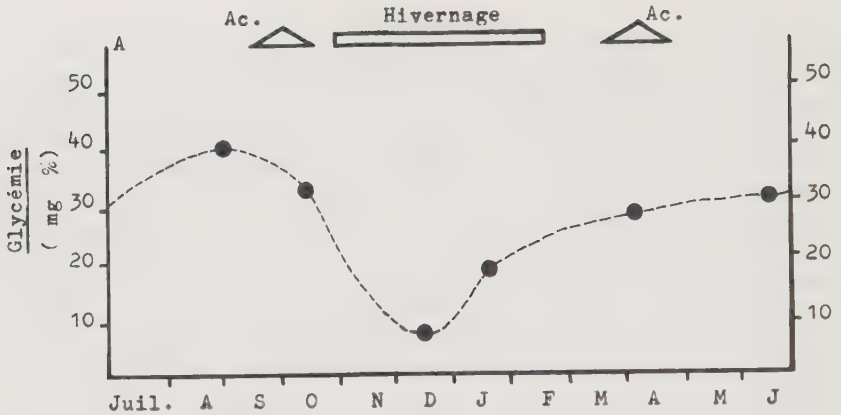


Fig. 23. — Variations de la glycémie au cours du cycle annuel de *Vipera aspis*.

cesse la lutte de l'organisme pour le maintien de l'homéothermie. Certains auteurs (SUOMALAINEN, 1938) ont envisagé une hyperactivité des cellules B du pancréas endocrine et une sécrétion accrue d'insuline pour expliquer l'hypoglycémie des hibernants. Outre que ce n'est pas le cas chez *V. aspis*, ce phénomène n'expliquerait nullement l'augmentation du niveau glycémique vers la fin de l'hivernage. L'exploration systématique des glandes endocrines des Vipères montre que les seuls éléments dont l'activité augmente de façon spectaculaire dès le mois de janvier sont les cellules gonadotropes de l'hypophyse, LH chez les mâles, et FSH chez les femelles (SAINT GIRONS, DUGUY, 1961), ainsi que les cellules hagiochromes et rha-

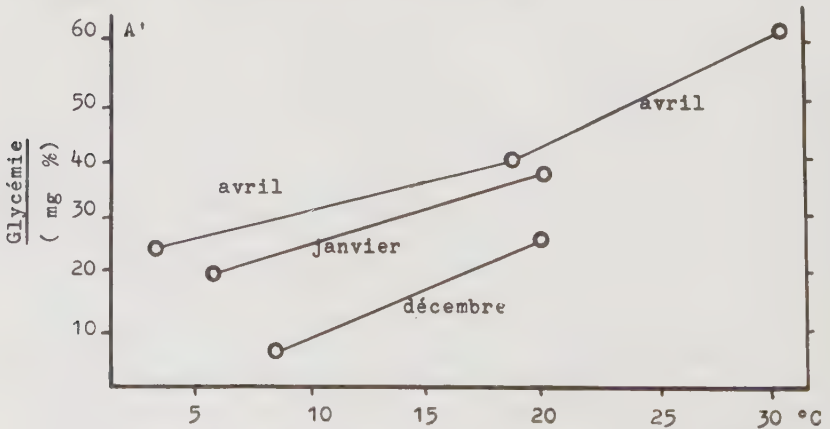


Fig 24. — Influence expérimentale de la température sur la glycémie.

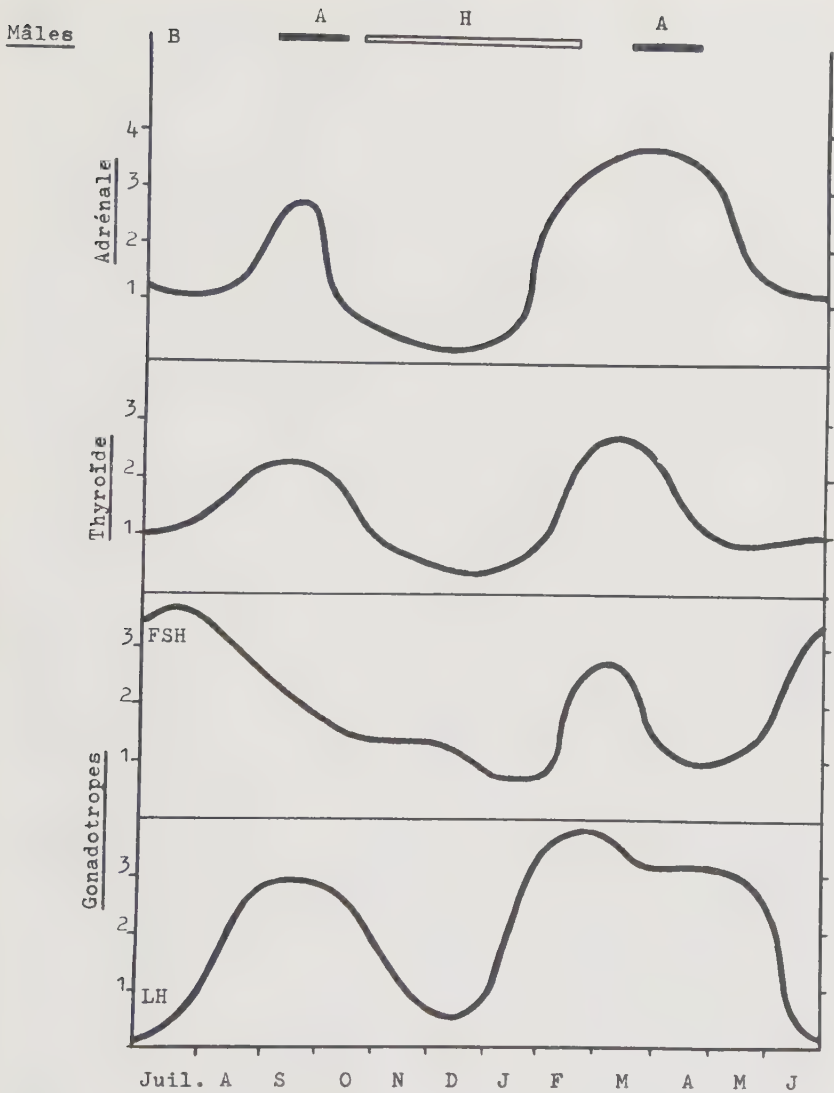


Fig. 25. — Variations annuelles de la glande adrénale, de la thyroïde, des gonadotropes LH et FSH, chez les mâles.

giochromes du tissu adrénal (MARTOJA, DUGUY, SAINT GIRONS, 1961). Selon toute probabilité, ce sont ces dernières qui doivent être tenues pour responsables de l'augmentation de la glycémie en janvier, puisque les premières sorties se produisent souvent avant toute

augmentation de température des abris. Il faut observer qu'un niveau glycémique bas, accompagné d'un glycogène hépatique élevé, peut s'expliquer autrement que par l'insulinosécrétion, puisque le Canard totalement dépancréaté présente aussitôt une hypoglycémie mortelle (MIALHE, 1958) par suite de la carence en hormone antagoniste, le glucagon. L'insuline n'est pas non plus indispensable à la synthèse du glycogène dans le foie du Rat dépancréaté, comme l'ont montré AGID et MIALHE (1958). On sait aussi que la surrénalectomie diminue la glycémie du Rat à jeûn. On peut donc penser que la chute du niveau glycémique peut être rapportée, chez la Vipère, à l'absence de sécrétion d'adrénaline, hormone hyperglycémisante. Cette mise au repos du tissu adrénal est bien mise en évidence chez les Vipères en novembre et décembre. Cette hypothèse est appuyée par des expériences récentes de SUOMALAINEN (1959) qui, chez le Hérisson, voit augmenter la teneur en adrénaline de la surrénale pendant le sommeil hibernant, si l'on interprète également ce fait comme une mise au repos de la médullo-surrénale. En somme, hypoglycémie et glycogène hépatique élevé, chez *V. aspis*, et probablement dans de nombreux autres cas, pourraient être rapportés non à l'effet de l'insuline, mais bien plus à la carence en une hormone antagoniste, l'adrénaline. Dans les cas présents, les dosages du glycogène hépatique font apparaître, comme pour les glycémies, des variations individuelles importantes qui laissent évidemment supposer un cycle à déterminisme polyfactoriel. Les différents auteurs qui ont étudié les variations du glycogène suivant les saisons, aussi bien chez les Mammifères hibernants (ARON et KAYSER, AZZALI) que chez les Anoures (SCHWARTZ et BRICKA; ARON et SCHWARTZ; GOLDFEDEROVA) ont abouti aux mêmes conclusions : maximum hivernal, minimum estival. Chez *V. aspis*, le cycle annuel du glycogène hépatique paraît, dans son ensemble, du même type. Cependant, si l'on constate effectivement un minimum estival, il n'en est pas de même pour le maximum qui n'est pas hivernal, mais automnal ou plus exactement pré-hivernal. Les valeurs moyennes observées pendant la latence hivernale et au printemps semblent indiquer que l'utilisation des réserves est peu importante au cours de l'hivernage. Par contre, la diminution notable que l'on constate entre le printemps et l'été incite à croire que le glycogène est utilisé de façon plus importante vers la fin de la période d'accouplement, ce qui confirmerait l'opinion de GOLDFEDEROVA qui admet que, chez *Rana fusca* et *R. esculenta*, la diminution du glycogène est liée à des facteurs internes agissant au moment de la période d'activité sexuelle. En outre, le parallélisme entre la diminution des corps gras et celle du glycogène, signalé par cet auteur, se retrouve chez *V. aspis* puisque la diminution des corps gras des mâles se produit essentiellement pendant les périodes d'activité sexuelle;

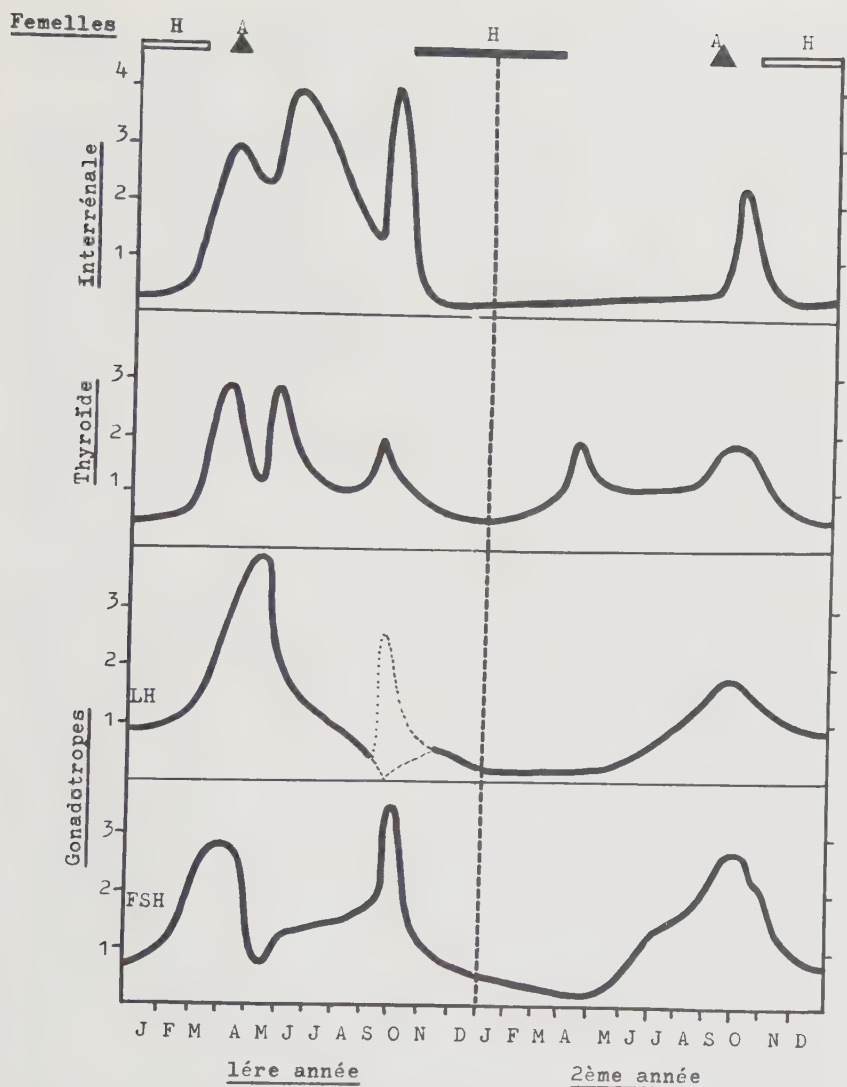


Fig. 26. — Variations annuelles de la glande interrénale, de la thyroïde, des gonadotrope LH et FSH, chez les femelles. En abscisses : stade du cycle annuel. H : hibernage. A : accouplements. En ordonnées : activité des glandes endocrines, exprimée en unités arbitraires.

ce fait, joint à la constatation d'un maximum en octobre, à la fois pour le glycogène et pour les corps gras, laisserait supposer une certaine corrélation entre ces deux éléments, tout au moins en ce

qui concerne le cycle annuel. Cependant, leurs variations au cours du jeûne ou de l'alimentation sont loin d'être synchrones.

En résumé, chez *Vipera aspis*, l'hypoglycémie profonde de décembre semble due à l'effet conjugué des basses températures et du repos du tissu adrénal. La reprise d'activité de celui-ci explique, à elle seule, l'élévation de la glycémie en janvier, avant la fin de l'hivernage. L'évolution irrégulière de la glycémie en été, ainsi que les très importantes variations individuelles, seraient dues à de nombreux facteurs, agissant individuellement mais dont les effets peuvent éventuellement s'additionner (activité de l'adrénale, température, alimentation, réserves de glycogène, activité). Il semble que le pancréas endocrine joue un rôle assez effacé dans le cycle annuel de la glycémie et que ses effets se fassent sentir surtout au cours de la digestion. Le fait important nous semble être la corrélation très nette entre l'activité de la glande adrénale et le niveau glycémique.

DISCUSSION DE LA SECONDE PARTIE

Les modifications observées au niveau des différentes fonctions physiologiques de *Vipera aspis* s'accordent à montrer une période de repos au cours de la latence hivernale. Cette notion était d'ailleurs admise *a priori*, et le problème essentiel reste de savoir pourquoi et comment s'effectue cette mise au repos.

Une première constatation s'impose à l'évidence : c'est que la diminution de l'activité est un phénomène qui varie, en intensité et en durée, suivant les différentes fonctions étudiées. Ce fait permet de penser que toute modification notée, en hiver, chez une Vipère, n'est pas forcément sous l'influence directe de l'hivernage. Nous avons vu, par exemple, que la sécrétion venimeuse était fort peu modifiée pendant la latence hivernale : la toxicité du venin reste sensiblement la même, et le contenu des glandes montre des variations individuelles du même ordre que pendant la période d'activité. Par contre, les prélèvements effectués au moment des premières sorties de printemps montrent que la sécrétion du venin semble arrêtée depuis l'entrée en hivernage, et que sa reprise n'a lieu qu'après le premier repas. Nous pouvons donc estimer que l'hivernage est sans influence directe sur la fonction venimeuse qui est essentiellement liée aux fonctions digestives : l'arrêt de la sécrétion observé au cours de la latence hivernale est, en fait, indépendant de celle-ci et simplement liée à la durée du jeûne. De même, les faibles modifications hivernales du pancréas, limitées à une légère involution du pancréas exocrine et à une faible diminution de l'activité des cellules B, montrent que ces variations sont indépendantes

de l'hivernage; elles sont sous l'influence du jeûne qui, chez les mâles, peut durer jusqu'en avril.

On a souvent estimé, jusqu'ici, que le rôle principal des corps gras des Serpents était celui de réserves pour la période d'hivernage. Les données recueillies chez *V. aspis* confirment les observations de SAINT GIRONS (1952) et montrent que la latence hivernale modifie peu le poids des corps gras dont l'utilisation est essentiellement liée au cycle sexuel : accouplement de printemps et d'automne chez les mâles, vitellogenèse chez les femelles. Le cycle sexuel n'est lui-même que très peu influencé par l'hivernage. Chez les mâles, on constate que la spermatogenèse tend à être continue pendant tout l'hiver et, d'autre part, que l'involution des caractères sexuels secondaires ne se produit qu'en juillet. Chez les femelles, la maturation des ovules se poursuit lentement au cours de l'hivernage, et même la gestation retardée — quoique d'observation exceptionnelle — n'est pas interrompue par la latence hivernale. Cette indépendance du cycle sexuel et de l'hivernage est confirmée par les variations observées au niveau des cellules *beta* et *gamma* de l'hypophyse : les gonadotropes FSH, chez les femelles, et LH, chez les mâles, entrent en activité environ un mois avant la fin de l'hivernage, ce qui laisse supposer l'existence d'un cycle intrinsèque. Par contre, la reprise de l'activité hypophysaire au printemps — au moment des premières sorties — visible au niveau des cellules corticotropes, thyroïdiques, gonadotropes FSH chez les mâles, et LH chez les femelles, plaide en faveur d'un déterminisme extrinsèque. Nous savons que les glandes thyroïde et surrénale sont au repos pendant toute la latence hivernale mais, s'il semble exister un parallélisme étroit entre la reprise d'activité de la glande et les premières sorties, il n'en est pas de même pour la mise au repos qui, elle, est pré-hivernale. Il est donc nécessaire d'admettre ici l'intervention d'un facteur agissant alors que les Vipères sont encore en activité. *A fortiori*, la reprise d'activité de la glande adrénale bien avant la fin de la latence hivernale tend à prouver l'existence d'un cycle annuel de la glande : il permet d'expliquer la baisse rapide de la glycémie en décembre, puis son augmentation dès janvier.

Les faits les plus importants mis en évidence par l'étude du cycle annuel des éléments figurés du sang sont, d'une part l'apparition du leucogramme *hivernal* pendant une courte période de l'hivernage (mi-décembre), et d'autre part les modifications importantes qui se produisent dans le sang en automne. Il apparaît nettement que la formule sanguine, si elle subit des variations cycliques annuelles particulièrement caractéristiques en ce qui concerne les éosinophiles et les lymphocytes, ne présente aucune modification au moment de l'entrée en hivernage et des premières sorties.

En définitive, nous pouvons constater qu'il n'est pas possible de mettre en évidence l'action directe de l'hivernage sur les fonctions physiologiques de *Vipera aspis*. Tout au plus son influence se fait-elle sentir indirectement : c'est ce qui se produit au niveau des glandes venimeuses et du pancréas, sous l'influence du jeûne. Par contre, toutes les données fournies par l'étude des glandes endocrines et du sang tendent à prouver l'existence d'un cycle annuel intrinsèque dont la phase de repos hivernal, plus ou moins accentuée et variable dans le temps, reste caractéristique pour chaque fonction :

— les modifications du sang — glycémie très basse, éosinophilie et lymphopénie — n'atteignent leurs valeurs extrêmes que pendant une très courte période de l'hivernage;

— certains éléments glandulaires — adrénale, gonadotrope FSH et LH — reprennent leur activité très nettement avant la fin de la latence hivernale.

A la lumière de ces faits, nous pouvons distinguer, chez les Vipères sorties exceptionnellement en hiver, deux cas différents : celui des bêtes sorties en novembre et décembre, qui traduit une perturbation du cycle annuel intrinsèque, et celui des sujets sortis en janvier, qui témoigne d'une reprise d'activité particulièrement précoce.

L'ensemble des fonctions de *V. aspis* subit, en automne, diverses modifications. Celles-ci peuvent être caractéristiques de cette date du cycle (érythropoïèse), ou annoncer la phase de repos hivernal (éosinophilie et lymphopénie progressives, repos de la thyroïde et des surrénales); d'autres, au contraire, traduisent l'état de *mise en charge* de la bête avant l'hivernage (augmentation de l'hémoglobine et des érythrocytes, poids des corps gras élevé, stockage du glycogène hépatique). Cette période du cycle présente ainsi l'aspect d'une phase préparatoire à la latence hivernale, et incite à penser qu'il s'agit vraisemblablement d'une époque de grande importance pour *Vipera aspis* : celle pendant laquelle aurait lieu la remise à jour de son cycle annuel.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il vient tout naturellement à l'esprit d'établir une comparaison entre la biologie des Vipères au cours de leur latence hivernale et le sommeil hibernant des Mammifères, tel que l'a défini KAYSER (1957). Chez *Vipera aspis*, il est évident que l'entrée en hivernage ne pose pas le problème du refroidissement de l'homéotherme hibernant : nous savons que les Vipères supportent, dans leurs abris d'hiver, des températures comprises entre la température minimale

critique et la température minimale volontairement tolérée, comme elles peuvent le faire également pendant leur période active. Le seul problème de thermorégulation posé par l'hivernage des Vipères est celui de savoir pourquoi elles effectuent leurs premières sorties dans des conditions de température nettement moins favorables que celles notées au moment des dernières sorties. Il semble logique de rattacher ce fait aux modifications physiologiques liées au cycle annuel. Il est classique d'affirmer que l'hibernant en sommeil est devenu un Poïkilotherme (MERZBACHER, cité par KAYSER); ceci laisse à penser que de nombreux éléments de comparaison peuvent être recherchés sur le plan physiologique. Effectivement, nous avons constaté, chez *Vipera aspis*, une phase de repos hivernal au niveau des glandes endocrines : c'est là un élément essentiel dans le mécanisme physiologique de l'hibernation et, selon l'expression de KAYSER : « *sans modifications des glandes endocrines il n'y a pas de sommeil hibernai*; *mais l'involution glandulaire n'est pas unique ni constante durant tout l'hiver : il y a des glandes qui involuent, d'autres n'involuent pas* ». La comparaison entre Vipères et Mammifères hibernants met en valeur deux faits d'importance : d'une part l'involution hivernale affecte l'hypophyse, la thyroïde, et les surrénales, alors qu'elle n'est pas visible au niveau du pancréas; d'autre part, l'involution commence en automne, et la reprise d'activité a lieu avant la fin de l'hivernage. Il est évident que ces variations traduisent l'existence d'un cycle annuel des glandes endocrines indépendant des seules conditions écologiques de l'hivernage, comme le sont également les modifications du sang. Sur ce point les données fournies par *V. aspis* permettent deux constatations : en premier lieu, elles confirment l'hypoglycémie signalée chez les Mammifères hibernants et, surtout, que celle-ci est compatible avec un taux élevé de glycogène hépatique. Mais, en contre partie, elles mettent en évidence une éosinophilie très marquée, chez *V. aspis*, en décembre, ce qui est vraisemblablement le fait le plus caractéristique des modifications hivernales du sang chez les Vipères, et probablement même chez les Reptiles.

Différentes interprétations ont été proposées, chez les Mammifères hibernants, pour expliquer le mécanisme physiologique de l'hibernation. L'une des plus anciennes est celle qui invoquait le jeûne comme cause du sommeil hibernai : mais il a été établi que le *Spermophile*, par exemple, engraisse rapidement avant le début de l'hivernage, et démontré qu'en empêchant le *Hamster* d'engraisir à cette époque on entravait l'apparition du sommeil hibernai. Chez les Vipères, dont les corps gras montrent, de même que la graisse hibernale (ou masse hibernale) des Mammifères, un maximum pré-hivernal, l'influence du jeûne seul sur l'entrée en hivernage semble à éliminer. Certains auteurs, en particulier SUOMALAINEN, ont voulu

voir dans l'hypoglycémie le facteur déterminant de l'hibernation, et essayé d'induire le sommeil hivernal par l'hypoglycémie insulinique. Ces résultats ont été contestés, et les récentes expériences de KAYSER, sur le Hamster, ne les ont pas confirmés. Chez *V. aspis*, le fait que le taux de la glycémie varie au cours de la latence hivernale, en passant par un minimum en décembre, et surtout que l'augmentation se produise dès janvier, plus d'un mois avant la fin de l'hivernage, montre que le rôle de l'hypoglycémie au cours de cette période n'est pas prépondérant. Nous avons montré, d'ailleurs, que les variations hivernales de la glycémie sont probablement à rattacher à la diminution de l'activité des glandes adrénales et que, par conséquent, l'hypoglycémie d'hiver n'est que la résultante de l'involution partielle du tissu adréral.

En dernière analyse, il semble qu'il faille attribuer aux glandes surrénales un rôle de premier plan dans le mécanisme physiologique de l'hivernage des Vipères. En effet, outre l'influence directe de l'adrénale sur la glycorégulation, et probablement sur la fin de l'hivernage, il semble vraisemblable de rattacher la régulation du taux des éosinophiles à l'interrénale, dont le repos hivernal déterminerait l'éosinophilie caractéristique des Vipères en hivernage. Tous les travaux concernant les Mammifères hibernants ont permis de conclure à l'existence d'un cycle saisonnier endocrinien, que l'on a considéré, jusqu'ici, comme étant d'origine endogène. Chez *V. aspis*, il est évident que le cycle annuel mis en évidence est du même type. Toutefois, l'ensemble des modifications présentées par les différentes fonctions physiologiques, en automne, met en évidence le rôle essentiel joué par cette période au cours du cycle annuel. Elle permet, en outre, d'émettre l'hypothèse d'une remise à jour du cycle de *V. aspis*, à cette époque. Ce fait pourrait se produire sous l'influence d'un stimulus exogène, diminution de la longueur du jour par exemple, agissant par relais hypothalamo-hypophysaire, et déterminant des réactions variables selon les différents effecteurs.

En conclusion, l'étude de la biologie de *Vipera aspis* dans la nature montre que la latence hivernale correspond à un *hivernage*, défini en fonction du comportement, et à un *repos hivernal*, caractérisé par les modifications des différentes glandes endocrines, repos qui n'est pas synchrone du premier.

L'*hivernage* est la période du cycle annuel qui sépare la fin d'activité, automnale, de la reprise d'activité, printanière. Sa durée moyenne présente une certaine constance annuelle et n'est influencée ni par la température des abris, ni par la température vraie de l'air, mais par l'action directe de l'insolation et, très vraisemblablement, par la durée du jour.

Le *repos hivernal* est la phase du cycle que traversent les glandes endocrines, et qui s'accompagne de modifications du sang. Ces dernières sont caractérisées par une hypoglycémie, une éosinophilie, et une lymphopénie, très accentuées. L'état d'involution plus ou moins marqué des diverses lgandes endocrines, de même que les modifications du sang, sont chronologiquement indépendantes de l'hivernage : elles commencent plus tôt, marquent un minimum en décembre, et cessent bien avant les premières sorties.

Toutefois, il est bien établi que les conditions écologiques propres à la latence hivernale sont indispensables pour que le cycle des modifications physiologiques puisse s'accomplir. Ces dernières sont analogues à celles que présentent les Mammifères hibernants mais le fait que *Vipera aspis* garde, au cours de son séjour dans les abris d'hiver, les mêmes réactions qu'elle présente au cours de sa période active, lorsqu'elle se trouve placée dans des conditions écologiques identiques, ne permet pas de la ranger parmi les hibernants. Son cycle annuel est caractérisé par une période active, et une latence hivernale. Cette dernière comprend à la fois un hivernage à déterminisme écologique, et un repos hivernal lié à un cycle, vraisemblablement intrinsèque mais remis à jour au moment de la période de pré-hivernage.

RÉSUMÉ

ÉCOLOGIE

Les données d'écologie de ce travail ont été fournies par l'observation de *Vipera aspis* L., à l'état sauvage, au sud de la Loire (Bocage Vendéen) de 1949 à 1961, et nous ont montré que :

Le cycle annuel d'activité comporte deux périodes principales : activité estivale et latence hivernale, reliées par deux époques de transition (activité d'automne et activité de printemps).

L'activité d'automne commence avec l'activité sexuelle d'automne (15 sept. - 15 oct.) : le comportement sexuel est identique à celui du printemps mais cette deuxième période d'accouplement est variable, en intensité et en durée, suivant les conditions écologiques, favorables ou non, selon les années.

A partir du 15 octobre, les sorties des Vipères sont indépendantes de l'activité sexuelle, et cessent dès que survient, dans les derniers jours d'octobre, une période d'insolation nulle. On observe, en outre, une différence de l'activité suivant le sexe : les femelles entrent en hivernage un peu plus tôt que les mâles dont les sorties peuvent avoir lieu jusqu'au 1^{er} novembre.

L'hivernage a lieu dans des abris, de nature et de profondeur variables, toujours orientés au sud. Le mode d'hivernage varie en fonction des abris : généralement une seule Vipère dans les abris peu profonds, et quelques sujets dans les abris de moyenne profondeur. Les abris de grande profondeur contiennent des groupements — Reptiles et Amphibiens — à la suite de déplacements vers ce que nous appellerons des *lieux d'hivernage*.

A l'intérieur des abris d'hivernage les Vipères supportent une humidité à saturation, une température moyenne de $+7^{\circ}5$, et une température minimale de $+4^{\circ}$; leur température cloacale peut être considérée comme égale à celle de l'abri. Le réflexe de défense est conservé pendant toute la latence hivernale.

La température à l'intérieur des abris varie en fonction de la température moyenne du sol; en outre, jusqu'à 0,50 m les variations ont lieu en fonction inverse de la profondeur, et en fonction directe de l'insolation. L'écart moyen des minima et des maxima, dans un abri de 0,30 m, est de 6° .

Les températures notées au moment des premières sorties (abris = $+10^{\circ}$, substratum = $+27^{\circ}$) sont nettement plus basses que celles observées lors des dernières sorties ($+30^{\circ}$, $+13^{\circ}$), et mettent en évidence une adaptation thermique différente entre ces deux époques.

Les premières sorties sont déterminées par toute période d'insolation continue survenant à partir du 15 février. En outre, on constate que la longueur du jour est sensiblement la même au moment de la reprise d'activité que de la fin de celle-ci (entre 10 h et 10 h 30). La longueur moyenne de l'hivernage est de 110 jours; cette durée est augmentée chez les Vipères aspic à la limite nord de leur aire de répartition.

Au moment des premières sorties, comme au moment des dernières, on observe une différence d'activité, selon le sexe : les mâles apparaissent toujours les premiers. Leur comportement de printemps montre que : — leurs premières sorties sont destinées uniquement à assurer leur thermorégulation; — l'activité sexuelle ne commence que 15 jours après, environ; — les accouplements (15 mars - 15 avril) se produisent au moment des sorties des femelles.

L'ensemble de ces données d'écologie nous montre que ni la température vraie de l'air, ni celle des abris d'hiver, n'ont d'influence sur le début et la fin de l'hivernage, et que l'insolation et la longueur du jour sont les seuls facteurs écologiques dont l'action directe puisse être mise en évidence. En outre, la différence que l'on observe dans la durée de la latence hivernale, suivant le sexe, ainsi que

l'inégalité des températures supportées par les Vipères au début et à la fin de leur période d'activité, sont inexplicables en fonction de seuls facteurs écologiques.

PHYSIOLOGIE

Les données utilisées pour la partie physiologique de notre travail ont été fournies par des prélèvements effectués sur 368 Vipères, au total. Une partie des animaux ont été sacrifiés au cours de leur période d'activité, peu de temps après leur capture; un certain nombre de sujets, placés dans un talus reproduisant les conditions écologiques naturelles pour y effectuer leur latence hivernale, ont été sacrifiés *in situ* à différents moments de leur hivernage.

Les prélèvements de venin montrent que la quantité de venin trouvé chez les Vipères en hivernage dépend de la remise en charge des glandes au moment de l'entrée en hivernage. Il semble que l'état de réplétion des glandes reste ensuite le même, pendant toute la latence hivernale, jusqu'au premier repas de printemps. L'envenimation expérimentale sur Souris montre que la toxicité du venin est comparable, sinon égale, pendant la période d'hivernage et pendant celle d'activité.

Les variations annuelles du poids des corps gras montrent que la perte de poids est faible au cours de l'hivernage, et que l'utilisation a lieu au cours des deux périodes d'accouplement, chez les mâles, et de la vitellogenèse, chez les femelles. La reconstitution des réserves se produit en été et en automne, chez les mâles, et au cours de la deuxième année du cycle reproductif biennal, chez les femelles. Il existe une variation très nette, selon le sexe : le pourcentage maximum absolu — par rapport au poids du corps — est deux fois plus élevé chez la femelle que chez le mâle.

Les éléments figurés du sang montrent une différence marquée suivant le sexe : les mâles se caractérisent par un plus grand nombre d'érythrocytes que les femelles qui, par contre, présentent des lymphocytes plus abondants. Chaque type d'élément figuré évolue suivant un cycle annuel qui lui est propre : — le nombre des érythrocytes augmente d'octobre à mars, atteint son maximum en été, et son minimum pendant les périodes d'accouplement; — le pourcentage des lymphocytes et des hétérophiles montre un maximum estival, celui des basophiles un maximum automnal mais, chez tous, on observe un minimum hivernal; — le cycle annuel du taux des éosinophiles se caractérise par une variation très importante entre un maximum hivernal et un minimum estival. Le sang des vipéreaux à la naissance ne montre pas de différence entre les deux sexes, mais se caractérise par une basophilie (deux fois le taux des

adultes). Les modifications importantes que l'on observe dans le sang, en octobre (érythropoïèse maximale, augmentation du taux d'hémoglobine et des érythrocytes) mettent en évidence le rôle de premier plan joué par la période de préhivernage au cours du cycle annuel; le printemps, au contraire, ne constitue qu'une phase de transition, sans modifications caractéristiques. On peut définir deux types de leucogramme : l'un caractérise l'activité estivale, l'autre une courte période de l'hivernage. Ce *leucogramme hivernal* n'apparaît qu'en décembre, et le début et la fin de l'hivernage n'entraînent aucune modification directe de la formule sanguine. Ces variations des éléments figurés du sang tendent à prouver l'existence d'un cycle annuel intrinsèque, présentant un certain parallélisme avec le rythme solaire annuel, et montrent que l'accomplissement de ce cycle ne peut avoir lieu en l'absence des conditions écologiques propres à la latence hivernale.

Les variations histologiques observées au niveau de l'hypophyse montrent que le repos hivernal est particulièrement visible au niveau de la neurohypophyse, des cellules *alpha* (présumées corticotropes), et des cellules *delta* (thyrotropes). L'involution n'est jamais aussi complète chez les éléments gonadotropes, et le fait que les cellules *gamma*, chez les mâles, et les cellules *beta*, chez les femelles, présentent une reprise de l'activité plus d'un mois avant les premières sorties tend à prouver que les variations hypophysaires ne sont pas déterminées par le début et la fin de l'hivernage, mais traduisent l'existence d'un cycle intrinsèque.

L'activité thyroïdienne correspond à la reprise de la vie active et à l'accouplement, chez les deux sexes, ainsi qu'à l'ovulation chez les femelles, mais non à la spermatogenèse chez les mâles. En mars-avril les deux facteurs se conjuguent, tous les deux ans chez les femelles, tous les ans chez les mâles, pour donner une période d'activité intense. La phase de repos de la glande s'observe pendant toute la durée de l'hivernage, mais il est à noter que l'apparition de ce stade est de règle avant l'entrée en hivernage.

La glande interrénale est toujours au repos pendant l'hivernage. L'activité sexuelle correspond à une activité moyenne, avec une brusque décharge hormonale pendant la parturition et l'ovulation, mais à tout moment de la période active un facteur acyclique — stress ou autre — peut déterminer une activité passagère de la glande. La glande adrénale présente une phase de repos hivernal, sans involution profonde, et une phase de repos estival; le maximum d'activité se situe en avril et une seconde période d'activité, moins intense, survient en septembre. La reprise d'activité du tissu adrénal a lieu avant la fin de l'hivernage et la mise au repos avant l'entrée en hivernage. Cette activité semble étroitement

liée à la vie végétative et sous la dépendance d'un facteur intrinsèque, indépendant du cycle sexuel.

L'aspect histologique du pancréas ne révèle que peu de modifications pendant l'hivernage. Le rapport des cellules B/cellules A reste à peu près constant toute l'année; la réduction de l'activité sécrétrice des cellules B au cours de l'hiver, comme la légère augmentation du rapport de RICHARDSON-YOUNG et la disparition des grains de zymogène, est probablement à rattacher au jeûne et non à l'hivernage.

L'hypoglycémie profonde de décembre semble due à l'effet conjugué des basses températures et du repos du tissu adrénal. La reprise de l'activité de celui-ci explique, à elle seule, l'élévation de la glycémie en janvier, avant la fin de l'hivernage. L'évolution irrégulière de la glycémie en été, ainsi que les très importantes variations individuelles, seraient dues à de nombreux facteurs, agissant individuellement, mais dont les effets peuvent éventuellement s'additionner (activité de l'adrénale, température, alimentation, réserves de glycogène). Le pancréas endocrine semble jouer un rôle assez effacé dans le cycle annuel de la glycémie et ses effets se font sentir surtout au cours de la digestion.

Il semble que le cycle annuel endocrinien, mis en évidence chez *Vipera aspis*, soit du même type que celui qui est connu chez les Mammifères hibernants. Toutefois, l'ensemble des modifications présentées par les différentes fonctions physiologiques, en automne, met en évidence le rôle essentiel joué par cette période au cours du cycle annuel. Elle permet, en outre, d'émettre l'hypothèse d'une remise à jour du cycle de *Vipera aspis* à cette époque. Ce fait pourrait se produire sous l'influence d'un stimulus exogène, diminution de la longueur du jour par exemple, agissant par relai hypothalamo-hypophysaire, et déterminant des réactions variables selon les différents effecteurs.

CONCLUSION

La latence hivernale de *Vipera aspis* L. ne correspond pas à une hibernation vraie. Il s'agit d'un hivernage dont le déterminisme écologique est lié à l'insolation. Cependant, l'animal est préparé aux conditions écologiques particulières de cette phase de son cycle par des modifications physiologiques, caractéristiques de la période de pré-hivernage, qui prouvent l'existence d'un cycle annuel intrinsèque.

BIBLIOGRAPHIE

- ABADIE, R. (d'), 1928. — Accouplement automnal chez la Couleuvre à collier et la Vipère aspic. *Rev. Hist. Nat. appl.*, ix, 336.
- AGID, R., DUGUY, R., MARTOJA, M., SAINT GIRONS, H., 1961. — Influence de la température et des facteurs endocrines dans la glycorégulation, chez *Vipera aspis*. *C.R. Ac. Sci.*, 252, 13, p. 2007-09.
- AGID, R., DUGUY, R., SAINT GIRONS, H., 1961. — Variations de la glycémie, du glycogène hépatique et de l'aspect histologique du pancréas, chez *Vipera aspis*, au cours du cycle annuel. *J. Physiologie*, 53, 807-824.
- AGID, R., MIALHE, P., 1959. — Glucides et lipides hépatiques chez le Rat pancréatectomisé totalement et maintenu à un niveau glycémique normal. *J. Physiol.*, 51, 533.
- AGID, R., POPOVIC, V., 1957. — Variations de la glycémie, du glucose et du glycogène hépatique chez les *Spermophile* hibernant. Etude de l'administration du glucagon. *J. Physiol.*, n° 1, 7-9.
- AHLGREEN, G., 1924. — Le sucre du sang des Grenouilles dépancréatées. *C.R. Soc. Biol.*, xc, 17, 1, 345-46.
- ALDER, A., HUBER, E., 1923. — Untersuchungen über Blutzellen and Zellbildung bei Amphibien und Reptilien. *Fol. Haemat.*, 29 : 1.
- ALLARA, E., 1956. — La midollare surrenale nel riccio ibernante. *Monit. Zool. Ital.*; *Atti Soc. Ital. Anat.*, 17 : 90-91.
- ALLARA, E., 1957. — Adrenalina e noradrenalina nella midollare surrenale del riccio ibernante. *Bol. Soc. Ital. Biol.*, 33, 3 : 259-260.
- ALLARA, E., 1957. — La struttura degli isolotti di Langerhans nel riccio ibernante. *Monit. Zool. Ital.*, suppl. 66 : 217-219.
- ALLARA, E., 1959. — La struttura dell'hypofisi del riccio durante l'ibernazione. *Monit. Zool. Ital.*, suppl. 67 : 73-74.
- ALTLAND, P.D., 1939. — Cytology of the hypophysis of the Fence Lizard. *Anat. Rec.*, LXXIV, 109-127.
- ALTLAND, P.D., THOMPSON, E.C., 1958. — Some factors affecting blood formation in Turtles. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, 99, 2 : 456-59.
- ANDERSON, P., 1947. — Observations of the denning habits of the prairie Rattlesnake *Crotalus v. viridis*. *Chic. Ac. Sci. Nat.*, 9 : 1-2.
- ANGEL, F., 1946. — *Faune de France : Reptiles et Amphibiens*. Lechevalier, Paris, 204 p.
- ANGEL, F., 1950. — *Vie et mœurs des Serpents*. Payot, Paris, 319 p.
- ARON, M., KAYSER Ch., 1939. — Le phénomène de l'adaptation thermique et sa relation avec l'activité thyroïdienne appréciée d'après l'examen histologique chez quelques espèces d'hibernants. *C.R. Soc. Biol.*, cxxx, 395-397.
- ARON, M., KAYSER Ch., 1939. — Rôle de la température dans le déterminisme du sommeil hibernant. Importance du relai endocrinien dans ce mécanisme. *C.R. Soc. Biol.*, cxxxii, 120-122.

- ARON, CL., KAYSER, Ch., 1956. — Sommeil hiberna1 et pancréas endocrine. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 2 : 410-413.
- ARON, M., SCHWARTZ, A., 1925. — Variations et relations saisonnières entre la structure des îlots pancréatiques endocrines et la teneur du foie en glycogène chez les Anoures; leur signification. *C.R. Soc. Biol.*, xcii, 12 : 979-981.
- ARON, M., SCHWARTZ, A., 1925. — Cycle annuel des îlots pancréatiques endocrines chez les Batraciens Anoures. *C.R. Soc. Biol.*, xcii, 7 : 501-503.
- ARVY, L., 1947. — Le dimorphisme sexuel sanguin chez *Rana temporaria* et *Bufo vulgaris*. *C.R. Soc. Biol.*, cxli, 9 : 457-459.
- ARVY, L., 1949. — Action de la thyroxine sur l'hématopoïèse de la Grenouille d'hiver castrée. *C.R. Soc. Biol.*, 143 : 364-365.
- ARVY, L., 1951. — Le rôle de la thyroïde dans le conditionnement hormonal de la morphologie sanguine. *Rev. Hémat.*, 6 : 198-215.
- ARVY, L., 1959. — Recherches histoenzymologiques sur le pancréas de *Vipera berus* et de *V. aspis*. *C.R. Soc. Biol.*, 11 : CLIII, 1736-1738.
- ARVY, L., BONICHON, A., 1958. — Contribution à l'histoenzymologie de la glande surrénale chez le Crocodile *Crocodilus niloticus*. *C.R. Ac. Sci.*, 246, 12 : 1759-1761.
- ARVY, L., GABE, M., STUTINSKY, 1948. — Hypophyse et hématopoïèse. *Rev. Hémat.*, 3 : 154-179.
- ASCHKENAZY, A., 1957. — Le rôle des hormones dans la régulation de l'éosinophilie sanguine. *Le sang*, 28 : 400-527.
- ASCHOFF, J., 1958. — Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.*, 15, 1 : 1-30.
- ASSENMACHER, I., 1958. — La mue des oiseaux et son déterminisme endocrinien. *Alauda*, 26 : 241-289.
- AZZALI, G., 1959. — Aspetti istologici e istochimici del pancreas esocrino ed endocrino e del glicogeno epatico dei cheirotteri nelle varie epoche dell'anno. *Ateneo parmese Monogr.*, 30, 6, 1051-64.
- BABUDIERI, B., 1929. — Variazioni stagionali della formula ematica di *Lacerta muralis*. *Natura*, xx, 92.
- BABUDIERI, B., 1930. — Studi di ematologica comparata. Ricerche sui pesci, sugli anfibî e sui rettili. *Haematologica*, 2 : 199-255.
- BAILEY, R.M., 1948. — Winter mortality in the Snake *Storeira dekayi*. *Copeia*, 3 : 215.
- BAILEY, R.M., 1949. — Temperature toleration of Gartersnake in hibernation, *Thamnophis radix*. *Ecology*, xxx, 2 : 238-242.
- BARBIERI, F.D., 1956. — El cyclo histofisiologico annual en la hipofisis, tiroides y gonades de la rana criolla *Leptodactylus chaquensis* Cei. *Arch. Farm. Bioquim.*, 7, 3 : 267-322.
- BARBOUR, Th., 1926. — *Reptiles and Amphibians. Their habits and adaptations*. Boston, New-York.

- BARTHELEMY, H., 1930. — *Contribution à l'étude de l'hibernation et de la maturation des œufs de la Grenouille rousse*. Thèse Doct. Sci. Strasbourg.
- BARTOS, Z., 1960. — Reaction of hibernators to various low temperatures of the environment. *Nature*, 185, 4708 : 251-252.
- BEAUMONT, A., 1955. — Cortex surrénal et glycogène hépatique chez les larves de Batraciens Anoures. *C.R. Soc. Biol.*, cxlix, 19-20, 1734-1736.
- BENEDICT, F.G., 1929. — Thyroid and temperature in cold-blooded vertebrates. *Nature*, 123 : 712.
- BENEDICT, F.G., 1932. — *The physiology of large Reptiles with special reference to the heat production of Snakes, Tortoises, Lizards, and Alligators*. *Carnegie Instit.*, 425 : 1-539. Washington.
- BENEDICT, F.G., LEE, R.C., 1938. — *Hibernation and marmot physiology*. *Carnegie Instit.*, 497 : 239 p.
- BERGMAN, R.A.M., 1957. — The erythrocytes of Snakes. *Fol. Haemat.*, 75 : 92-111.
- BERTRAND G., RADU VLADESCO, 1941. — Sur un cas remarquable de variation de toxicité du sang de Vipère. *C.R. Ac. Sci.*, 25, 212 : 1063-65.
- BESSIS, M., 1948. — *Cytologie sanguine normale et pathologique*. Masson, Paris, 298 p.
- BESSIS, M., 1954. — *Traité de cytologie sanguine*. Masson, Paris, 588 p.
- BIERRY H., 1928. — A propos des réserves de glycogène et de leur rôle physiologique. *C.R. Soc. Biol.*, xcvi, 16 : 1387-89.
- BIERRY H., 1930. — Glycogène, réserves glucidiques chez l'animal en inanition. *C.R. Ac. Sci.*, cxc, 649.
- BIMMER, E., 1950. — Metrische Untersuchungen über die Entwicklung der Nebenniere und ihrbenachbarten Organe bei Eideschen. *Anat. Anz.*, iic, 276-311.
- BINET, P., 1959. — Sur le mécanisme de l'action hypothermisante de l'insuline : hypoglycémie et déséquilibre ionique plasmatique. *C.R. Ac. Sci.*, 248, 4 : 595-597.
- BLACKWELL, E.M., 1959. — Seasonal weight of an European Tortoise. *Naturalist*, 870 : 92.
- BLAIR, A.P., 1951. — Winter activity of Oklahoma Frogs. *Copeia*, 178.
- BLANCHARD, F.N., 1937. — Data on the natural history of the Red bellied Snake, *Storeira occipitolasalata*, in Northern Michigan. *Copeia*, 3 : 151-162.
- BOGERT, C.M., 1947. — Relative abundance, habitats and thermal levels of some Virginia Salamanders. *Ecology*, 33 : 16-30.
- BOGERT C.M., 1949. — Thermal regulation in Reptiles, a factor of evolution. *Evolution*, iii, 195-211.
- BOGERT, C.M., CAMPO, R.M. (del), 1956. — The Gila monster and its allies. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, cix, 1-238.

- BOGERT, C.M., COWLES, R.B., 1947. — Moisture loss in relation to habitat selection in some Floridian Reptiles. *Amer. Mus. Novit.*, 1358: 1-34.
- BOLAM, H.G., 1922. — Some notes on the breeding of Grass Snake, *Tropidonotus natrix*. *Vasculum*, 8: 47-49. Newcastle.
- BOLMSACK, K., 1951. — Temperature data on the terrestrial hibernation of the Greenfrog, *Rana clamitans*. *Copeia*, 236-239.
- BOLMSACK K., 1952. — Terrestrial hibernation of the Bullfrog, *Rana castebeiana*. *Copeia*, 114.
- BOULENGER, G.A., 1913. — *The Snakes of Europe*. Methuen, London.
- BOURLIÈRE F., PETER-ROUSSEAU, A., 1955. — Sur le cycle annuel d'activité testiculaire de quelques ophidiens autochtones. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIX, 23-24, 2097-99.
- BOWERS, C.C., SMITH, H.M., 1947. — Hibernation of Lizards in Western Texas. *Herpetologica*, 4: 80.
- BRATTSTROM, B.H., 1952. — Diurnal activity of a nocturnal animal. *Herpetologica*, VIII, 3: 61-63.
- BRIMLEY, C.S., 1925. — The seasonal catch of Snakes at Raleigh, North Carolina. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, XLI, 100-103.
- BROCK, M.A., 1960. — Production and life span of erythrocytes during hibernation in the Golden Hamster. *Amer. J. Physiol.*, 6, 198: 1181-1186.
- (auteur Bulgare), 1954. — Contribution à l'étude de l'influence de la haute température ambiante sur la glycémie chez la Grenouille, *Rana ridibunda*. *Fac. Philos. Univ. Skopje*, 7.
- BULLOCK, T.H., 1955. — Compensation for temperature in metabolism and activity of poikilotherm. *Biol. Rev.*, 30: 311-342.
- BUTLER, A.W., 1885. — Hibernation in lower vertebrates. *Amer. Nat.*, 19: 37-40.
- CALHOUN, J.B., 1944-1946. — 24-hour periodicity in the animal kingdom. *J. Tenn. Ac. Sci.*, 19: 179-200; 20: 228-232; 20: 373-378; 21: 208-216.
- CALMETTE, A., 1894. — L'immunisation artificielle des animaux et la thérapeutique des morsures venimeuses. *C.R. Soc. Biol.*, XLVI.
- CALMETTE, A., 1907. — *Le venin, les animaux venimeux et la sérothérapie antivenimeuse*. Masson, Paris.
- CARDEZA, A.F., 1960. — Citologia del pancreas de la serpiente *Xenodon merremii*. *Soc. Argent. Biol.*, 36, n° 3-6, 108-117.
- CARMICHAEL, E.B., PETCHER, P.W., 1945. — Constituents of the blood of the hibernating and normal Rattlesnake, *Crotalus horridus*. *J. Biol. Chem.*, 161: 693-696.
- CARPENTER, C.C., 1952. — Comparative ecology of the common Garter-snake *Thamnophis s. sirtalis*, the Ribbon Snake *Thamnophis s. sauritus*, and Butler's Garter-snake, *Thamnophis butleri*, in mixed populations. *Ecol. Monogr.*, XXII, 4: 235-258.

- CARPENTER, C.C., 1953. — A study of the hibernacula and hibernating associations of Snakes and Amphibians in Michigan. *Ecology*, 34: 74-80.
- CARPENTER, C.C., 1956. — Body temperature of three species of *Thamnophis*. *Ecology*, 37, 4: 732-735.
- CARPENTER, C.C., 1957. — Hibernation, hibernacula and associated behavior of the three-toe Box turtle, *Terrapene carolina triunguis*. *Copeia*, 4: 278-282.
- CARVALHO, A. (de), 1928. — Relation entre la glycémie et la température du corps. *C.R. Soc. Biol.*, xcix, 26: 935-936.
- CESARI, E., BAUCHE, J., BOQUET, P., 1935. — Sur une race de Vipère aspic à venin blanc. *C.R. Ac. Sci.*, cci, 683-684, 16.
- CHARRAS, M., 1669. — *Nouvelles expériences sur la Vipère*. Paris.
- CHARRAS, M., 1672. — *Suites de nouvelles expériences sur la Vipère*. Paris.
- CHARRIER, M., DUTARTRE, J.P., 1956. — Variations histophysiologiques de la thyroïde du Lézard de la région de Dakar pendant la période de pré-hibernation. *C.R. Soc. Biol.*, 150, 7: 1387-8.
- CHERNOMORDIKOV, V.V., 1943. — Les réactions des Reptiles à la température. *Zool. Zh.*, xxii, 5: 274-279.
- CHERNOMORDIKOV, V.V., 1947. — Le cycle d'activité de quelques Reptiles. *C.R. Ac. Sci. Moscou*, lv, 5: 505.
- CHESTER JONES, I., 1957. — *The adrenal cortex*. Cambridge Univ. Press.
- CIESLAK, E.S., 1945. — Relations between the reproductive cycle and the pituitary gland in the Snake *Thamnophis radix*. *Physiol. Zool.*, xviii, 299-329.
- CLAVERT, J., ZAHND, J.P., 1958. — Modifications hépatiques liées au cycle ovarien chez la femelle de *Lacerta stirpium*. *C.R. Soc. Biol.*, clii, 11: 1578-81.
- COHEN, 1948. — Emergence of *Coluber constrictor* from hibernation. *Copeia*, 2: 137-138.
- COMBESCOT, C., 1957. — Surrénales et survie de la Tortue d'eau Algérienne. *C.R. Soc. Biol.*, cli, 2: 292-295.
- CONANT, R.C., 1938. — On the seasonal occurrence of Reptiles in Lucas County (Ohio). *Herpetologica*, l, 137.
- CORDEZA, A.E., 1957. — Les îlots de Langerhans de la Tortue normale ou diabétique. *C.R. Soc. Biol.*, cli, 4: 799-801.
- CORDIER R., HERLANT, M., 1957. — Etudes histochimiques sur les cellules du lobe antérieur de l'hypophyse chez *Xenopus laevis*. *Ann. Histoch.*, 2, 4: 349-359.
- COURRIER, R., 1922. — Le cycle génital de la femelle chez certains Mammifères hibernants. *C.R. Soc. Biol.*, lxxxvii, 1365-67.
- COWLES, R.B., 1941. — Observations on the winter activities of desert Reptiles. *Ecology*, xxii, 2: 125-140.

- COWLES, R.B., 1942. — Critical thermal levels and thermal regulation in desert Reptiles. *Amer. Mus. Hist. Nat. abstr.*, 10.
- COWLES, R.B., BOGERT, C.M., 1944. — A preliminary study of the thermal requirements of desert Reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, LXXXIII, 265-296.
- COWLES, R.B., 1945. — Some activities of the Sidewinder. *Copeia*, 4: 220-222.
- COWLES, R.B., 1958. — Possible origin of dermal temperature regulation. *Evolution*, 12, 3: 347-357.
- CRIDDLE, S., 1937. — Snakes in an Ant hill. *Copeia*, 142.
- CURRAN, CH., KAUFFELD, C., 1937. — *Les Serpents*. Payot, Paris, 270 p.
- DALCQ, A., 1920. — Le cycle saisonnier du testicule de l'Orvet. *C.R. Soc. Biol.*, LXXXIII, 820-821.
- DALCQ, A., 1921. — Etude de la spermatogenèse chez l'Orvet, *Anguis fragilis*. *Arch. Biol.*, xxxi, 347-445.
- DANTSCHAKOFF, V., 1916. — Ueber die Entwicklung des Blutes in den Blutbildungsorganen bei *Tropidonotus natrix*. *Ach. f. mikr. Anat.*, 87: 497.
- DASTUGUE, G., 1941. — Les Vipères vues par les physiologistes. *Bull. Hist. Scient. Auvergne*, 61: 36-49.
- DASTUGUE, G., JOY, M., 1942. — Nouvelles recherches sur la composition du sang de *Vipera aspis*: I, Les éléments figurés. *C.R. Soc. Phys. Biol.*, 57: 7.
- DASTUGUE, G., JOY, M., 1943. — Nouvelles recherches sur la composition du sang chez *Vipera aspis*: II, Les constituants chimiques. *C.R. Soc. Phys. Biol.*, 67: 61.
- DAVIS, D.D., 1936. — Mating behavior and courtship in Snakes. *Fieldiana Zool.*, 20: 257-290.
- DAWE, A.R., ADOLPH, E.F., BISHOP, G.H., FISHER, K.C., GRIFFIN, D.R., LUYET, B.J., 1959. — Mammalian hibernation. Proceedings of first international symposium on natural mammalian hibernation. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Col.*, 1960, 124, 1-506.
- DEKHUYZEN, M.C., 1892. — Über das blut der Amphibien. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Ergänzungsheft z. Anat. Anz.*, 7; Wien.
- DELSOL, M., 1955. — La sécrétion de thyroxine et d'hormone thyroïdienne chez *Rana esculenta* au début de l'hiver. *C.R. Soc. Biol.*, 5-6, CXLIX, 532-533.
- DESAUER, H.C., 1953. — Hibernation of the Lizard *Anolis carolinensis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 82, 351-352.
- DESAUER, H.C., FOX, W., GILBERT, N.L., 1956. — Plasma calcium, magnesium and protein of viviparous Colubrid Snakes during estrous cycle. *Proc. Soc. Biol. Med.*, 299-301.
- DESMARAIS, A., LAHAM, Q.N., 1960. — The hystophysiology of the thyroid. A review. *Rev. Canad. Biol.*, 19, 1, 1-26.

- DIAMARE, V., 1899. — Studii comparativi sulle isole di Langerhans del pancreas. *Intern. Monatschr. Anat. Physiol.*, 16, 155-209.
- DIERICKX, K., ABEELE, A. (van den), RYSENAER, M., 1960. — Phénomène d'activité cyclique dans le système hypothalamo-hypophysaire de *Rana temporaria*. Données nouvelles. *Arch. Anat. Micr. Morphol. Exper.*, 49, 1, 73-88.
- DITMARS, R.L., 1946. — *Snakes of the world*. New-York. 207 pp.
- DOWNY H., 1938. — *Handbook of hematology*. Vol. II, Section XII, 776-88.
- DRAGER, G.A., 1950. — Neurosecretion following hypophysectomy in Snake *Spilotes corais*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, LXXV, 712-713.
- DREUX, P., SAINT GIRONS H., 1951. — Ecologie des Vipères. II, *Vipera Ursinii*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXVI, 1-2, 47-54.
- DUBOIS, R., 1896. — *Etude sur le mécanisme de la thermogénèse et du sommeil chez les Mammifères. Physiologie comparée de la Marmotte*. Masson, Paris. 268 p.
- DUGUY, R., 1952. — *Contribution à l'étude de l'envenimation ophidienne en France*. Thèse Doct. Méd. Paris. Imp. Foulon.
- DUGUY, R., 1958. — Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, IX, 2, 200-210.
- DUGUY, R., 1961. — Le cycle annuel d'activité de *Coronella austriaca*. *La Terre et la Vie*, n° 4, oct., 401-436.
- DUSTIN, P., HARVEN, E., 1954. — Régulation hormonale de l'éosinophilie sanguine et son mécanisme. *Rev. Hématologie*, 9, 307-340.
- DYCHE, L., 1909. — The poison-glands of a Rattlesnake during the period of hibernation. *Topeka Trans. Kansas. Ac. Sci.*, XXII, 312-313.
- EAKIN, R.M., STEBBINS, R.C., WILHOFT, D.C., 1959. — Effects of parietallectomy and sustained temperature on the thyroid of Lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 101, 1, 162-164.
- EGGERT, B., 1933. — Über die histologischen und physiologischen Beziehungen zwischen Schilddrüse und Hautung bei den Einheimische Eideschen. *Zool. Anz.*, 105, 1-9.
- EGGERT, B., 1935. — Zur Morphologie und Physiologie der Eideschen Schilddrüse. I, Das Jahrzeitliche Verhalten der Schilddrüse von *Lacerta agilis* L., *L. vivipara* Jacq., und *L. muralis* Laur. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 147, 205-262.
- EGGERT, B., 1936. — Zur Morphologie und Physiologie der Eideschen. III, Über die Wirkung von hohen und niedrigen Temperaturen, von Thyroxin und von Thyreotropen Hormon auf die Schilddrüse. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 147, 537-594.
- EISENTRAUT, M., 1956. — *Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen*. Fischer, Jena. 160 pp.
- EVANS, L.T., 1940. — Endocrine relationships in Turtles. *Endocrinol.*, 27, 144-148.
- EVANS, L.T., HEGRE, C., 1938. — The effect of ovarian hormones and seasons on *Anolis carolinensis*. I, the thyroid. *Anat. Rec.*, 72, 1-9.

- FANDARD, L., RANC, A., 1912. — Sur le sucre du sang de la Tortue de mer. *C.R. Soc. Biol.*, LXXIII, 437-438.
- FARRAND, R.L., FOLK, G.E., RIEDEL, M.L., 1956. — Types of Mammalian hibernation. *Proc. Iowa Ac. Sci.*, 63, 724-728.
- FAWCETT, D.W., LYMAN, C.P., 1954. — The effect of low environmental temperature on the composition of depot fat in relation to hibernation. *J. Physiol.*, 126, 235-247.
- FINNERAN, L.C., 1953. — Aggregation behavior of the female *Agkistrodon contortrix mokeson*, during gestation. *Copeia*, 61-62.
- FITCH, H.S., 1940. — A biogeographical study of Snakes populations in central California. *Amer. Midl. Nat.*, XLI, 513-579.
- FITCH, H.S., 1949. — Study of Snakes population in central California. *Amer. Midl. Nat.*, 41, 513-579.
- FITCH, H.S., 1956. — Temperature reponses in free-living Amphibians and Reptiles of Northern Kansas. *Pub. Univ. Kansas*, 8, 7.
- FITCH, H.S., GLADING, B., 1947. — A field study of a Rattlesnake population. *Calif. Fish. and Game*, XXXIII, 103-123.
- FONTAINE, M., 1953. — De l'hibernation naturelle à l'hibernation expérimentale. *Rev. Path. Gen. Comp.*, 53, 644, 53-64.
- FONTAINE, M., 1955. — Physiologie de l'homéotherme refroidi. *Rev. Path. Gen. Comp.*, 55, 668, 730-765.
- FONTAINE, M., 1954. — Du déterminisme physiologique des migrations. *Biol. Rev.*, 29, 390-418.
- FONTAINE, M., LACHIVER, F., 1955. — Thyroïde et thermorégulation chimique. *Arch. Sci. Physiol.*, 9, 63-79.
- FOSTER, M.A., FOSTER, R.C., MEYER, R.K., 1939. — Hibernation and the endocrines. *Endocrinology*, 24, 603-612.
- FOX, W., 1952. — Seasonal variation in the male reproductive system of Pacific coast Garter Snake. *J. Morphol.*, 90, 481-553.
- FOX, W., 1954. — Genetic and environmental variation in the timing of the reproductive cycle of male Garter Snake. *J. Morphol.*, XCV, 3, 415-450.
- FOX, W., 1956. — Seminal receptacles of Snakes. *Anat. Rec.*, CXXIV, 3, 519-533.
- FOX, W., 1958. — Sexual cycle of the male Lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia*, 22-29.
- FOX, W., DESAUER, H.C., 1957. — Photoperiodic stimulation of appetite and growth in the male lizard *Anolis carolinensis*. *Jour. Exp. Zool.*, 134, 557-576.
- FOX, W., WADE, DESAUER, H.C., 1958. — Reponses of the male reproductive system of Lizard (*Anolis carolinensis*) to unnatural daylengths in different seasons. *Bull. Biol.*, 115, 3, 421-439.
- GABE, M., 1959. — Données histochimiques sur le rein de *Vipera aspis*. *Ann. Histochem.*, 1, 23-31.

- GABE, M., 1961. — Données histologiques sur le pancréas endocrine des *Squamata*. *Z. Zellforsch.*,
- GABE, M., MARTOJA, M., 1961. — Données histologiques sur la glande surrénale des *Squamata*. *Arch. Anat. Micr.*, L, 1-34.
- GABE, M., RANCUREL, P., 1958. — Particularités histologiques du complexe hypothalamo-hypophysaire chez les Crocodiles *Crocodylus niloticus* Laur. *C.R. Ac. Sci.*, 247, 522-524.
- GALGANO, M., 1951. — Prime ricerche intorno all'influenza della luce e della tempepratura sul ciclo sessuale di *Lacerta sicula campestris* Bett. *Bool. Zool.*, XVIII, 4-6, 109-115.
- GALLIEN, L., 1940. — Recherches sur la physiologie hypophysaire dans ses relations avec le cycle sexuel chez la Grenouille *Rana temporaria* L. *Bull. Biol. Fr. Bel.*, 1, LXXIV, 1-42.
- GALLWEY, E., 1934. — An adder family. *Naturalist*, 97-105.
- GEIGER, R., 1950. — *The climate near the ground*. Harvard univ. Press. Cambridge, Massachussetts, 482 pp.
- GIAJA, J., 1929. — Le métabolisme de sommeil. *C.R. Soc. Biol.*, CI, 3-23.
- GIAJA, J., 1953. — Hypothermie, hibernation et poïkilothermie expérimentale. *Biol. Med.*, 42, 545-581.
- GIAJA, J., 1955. — Acclimatation et hibernation. *Rev. Path. Gen. Comp.*, 55, 122-127.
- GIAJA, J., 1956. — Hypothermie et hypométabolisme. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 4, 649-652.
- GIGLIO-TOS, E., 1898. — Trombociti degli Ittopsidi e di Sauropsidi. *Mem. R. Ac. Sci. Torino*, 2, 48.
- GIROD, Ch., LEFRANC, G., 1958. — Recherches sur la cytologie sanguine des Reptiles. Le sang normal de *Testudo iberia* Pal. *C.R. Soc. Biol.*, CLII, 3, 490-494.
- GLOYD, H.K., 1946. — Some Rattlesankes dens of the south Dakota. *Chicago Naturalist*, 9, 87-97.
- GOLDFEDEROVA, A., 1926. — Le glycogène au cours de l'ontogenèse de la Grenouille et sous l'influence des saisons. *C.R. Soc. Biol.*, 27, XCV, 801-804.
- GORER, P.A., 1930. — The physiology of hibernation. *Proc. Biol. Rev. Cambridge*, V, 3.
- GRASSE, P.P., 1937. — Ecologie animale et microclimat. *Ass. Fr. Av. Sci.*, XVI, 383-390.
- GRIGNON, G., GRIGNON, M., 1959. — Sur la cytologie du lobe distal de l'hypophyse chez la Tortue terrestre (*Testudo mauritanica*). *C.R. Ass. Anatom.*, 104, 833-836.
- GRIGNON, G., HERLANT, M., 1959. — Les cellules du lobe glandulaire de l'hypophyse chez la Tortue terrestre, *Testudo mauritanica*. *C.R. Ac. Sci.*, 248, 21, 3046-3048.

- GRIGNON, G., HERLANT, M., 1959. — Sur la présence d'une substance d'activité analogue à celle de la prolactine au niveau de la glande pituitaire de la Tortue terrestre, *Testudo mauritanica*. *C.R. Soc. Biol.*, CLIII, 12, 2032-2034.
- GRIZELL, R.A., 1949. — Hibernation sites of three Snakes and Salamanders. *Copeia*, 231-232.
- GROOCH, B., 1945. — Adders in the snow. *Field*, 188, 343.
- GRUNBERG, C., 1901. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der leukocyten. *Arch. f. Path. Anat. Physiol.*, CLXIII.
- GUIBE, J., SAINT GIRONS, H., 1955. — Espace vital et territoire chez les Reptiles. *La Nature*, 3, 245, 358-362.
- GUNN, D.L., 1942. — Body temperatures in poikilothermal animals. *Biol. Rev. Cambridge*, XVII, 293-314.
- HALBERG, F., HAMERSTON, O., BITTNER, J., 1957. — Sex difference in eosinophil count in tail blood of mature B1 mice. *Science*, 125, 3237, 73.
- HALPERN, B.N., DICK, P., BIOZZI, G., MEVES, G., 1951. — Influence du refroidissement sur l'activité granulopénique du système réticulo-endothélial. *C.R. Soc. Biol.*, 145, 503-505.
- HAMILTON, W.J., 1947. — Hibernation in the lined Snake. *Copeia*, 209-10.
- HARKER, J.E., 1958. — Diurnal rythms in the animal kingdom. *Biol. Rev. Cambridge*, 33, 1, 1-52.
- HATMAN, S.F., 1943. — Seasonal cytological changes on the anterior hypophysis of the Garter Snake. *Amer. J. Anat.*, LXXV, 121-48.
- HAYEM, G., 1879. — Recherches sur l'évolution des hématies dans le sang de l'homme et des vertébrés. II, Sang de vrtébrés à globules rouges nucléés. *Arch. Physiol. Norm. Path.*, 2, 6, 201.
- HECHT, M.K., WALTERS, V., RAMM, G., 1955. — Observations on the natural history of the Bahaman piping Boa, *Tropidophis pardalis*, with notes on autohemorrhage. *Copeia*, 249-251.
- HEDIGER, H., 1958. — Zum überwinterungs-verhalten der Griechischen Landschildkröte. *Natur und Volk*, 88, 4, 121-123.
- HEESEN, W., 1924. — Über die Zahlenverhältnisse der roten und weissen Blükorper der heimischen Amphibien im Wechsel der Jahreszeiten. *Ztschr. f. Vergl. Physiol.*, 1, 500.
- HERLANT, M., 1933. — Recherches histologiques et expérimentales sur les variations cycliques du testicule et des caractères sexuels secondaires chez les Reptiles. *Arch. Biol.*, XLIV, 347-468.
- HERLANT, M., CANIVENC, R., 1960. — Les modifications hypophysaires chez la femelle du blaireau, *Meles meles*, au cours du cycle annuel. *C.R. Ac. Sci.*, 250, 3, 606-608.
- HERLANT, M., GRIGNON, G., 1961. — Le lobe glandulaire de l'hypophyse chez la Tortue terrestre (*Testudo mauretanica*). Etude histologique et histophysiologique. *Arch. Biol.*, LXXII, 98-151.

- HERNANDEZ, T., COULSON, R.A., 1952. — Hibernation in the Alligator. *Proc. Soc. Exp. Biol.*, LXXIX, 145-149.
- HEYL, J.G., LAQUEUR, E., 1934. — Zur quantitativen Bestimmung der thyreotropen Wirkung von Hypophysenvorderlappenpräparaten und der Heiligkeit des thyreotropen Hormons. *Arch. Internat. Pharmacol. Therap.*, IL, 338-354.
- HIGGINBOTHAM, A.C., 1939. — Studies on Amphibian activity. I, Preliminary report on the rhythmic activity of *Bufo americanus* Hool., and *Bufo fowleri* Minck. *Ecology*, 20, 58-71.
- HOCK, R.J., 1958. — Hibernation. *Trans. 5th Conf. « Cold injury »*, Alaska, 61-133.
- HOFFMANN, K., 1957. — Ueber den Einfluss der temperatur auf die Tagesperiodik bei einen poikilothermen. *Naturwisch.*, 44, 12, 358-359.
- HOFFMAN, R.A., ZARROW, M.X., 1958. — Seasonal changes in the basophilic cells of the pituitary gland of the ground squirrel *Citellus tridecemlineatus*. *Anat. Rec.*, 131, 4, 727-734.
- HOLZAPFEL, R.A., 1937. — The cyclic character of hibernation in Frogs. *Quart. Rev. Biol.*, 12, 65-84.
- HOPPING, A., 1923. — Seasonal changes in the gases and sugar of the blood and the nitrogen distribution in the blood and urine of the Alligator. *Amer. J. Physiol.*, LXVI, 145-163.
- HOUSSAY, B.A., BIASOTTI, A., 1936. — Rôle de l'hypophyse et de la surrénale dans le diabète pancréatique du Crapaud. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIII, 497-500.
- HUNT, T.J., 1958. — Epimorphic regeneration during hibernation. *Nature*, 181, 4604, 290.
- HUTTON, K.E., 1958. — The blood chemistry of terrestrial and aquatic Snakes. *J. Cell. Comp. Phys.*, 52, 2, 319-328.
- HUTTON, K.E., GOODNIGHT, C.J., 1957. — Variation in the blood chemistry of Turtles under active and hibernating conditions. *Physiol. Zool.*, 30, 198-207.
- HUTTON, K.E., 1961. — Blood volume, corpuscular constants and shell weight in Turtles. *Amer. J. Physiol.*, 200, n° 5, 1.004-1.006.
- IRVING, L., 1958. — Animal adaptation to cold. *Trans. 5th Conf. « Cold injury »*, Alaska, 11-60.
- JOHNSON, G.E., 1931. — Hibernation in Mammals. *Quart. Rev. Biol.*, 6, 439-461.
- JOLY, J., 1958. — Influence des basses températures sur le cycle alimentaire de quelques Tritons Français. *Soc. Zool. Fr.*, 1, 128-131, LXXXIII.
- JOLY, J., 1959. — Données sur l'écologie de la Salamandre tachetée : *Salamandra s. taeniata* Dur. *Soc. Zool. Fr.*, LXXXIV, 2-3, 208-15.
- JOLY, J., 1959. — Données histologiques sur l'adénohypophyse de *Salamandra s. taeniata* Dur. *C.R. Ac. Sci.*, 249, 2, 312-314.

- KAEMMERER, K., SCHNEIRZIK, W.E.J., 1959. — Studien zu problem des natürlichen Winterschlafes. *Arch. Exper. Veter. Med.*, 13, 1, 65-90.
- KALABUKHOV, N.I., 1959. — Ecologie comparée des Mammifères entrant en hibernation. *Usp. sovrem. Biol.*, 48, 3, 312-328.
- KAMPELMANN, F., 1937. — Über die Wirkung von arseniger Säure auf Schilddrüse und Hypophysenvorderlappen. *Arch. Exp. Pathol. Pharmacol.*, CLXXXIV, 139-51.
- KAUFMANN, M., 1893. — *Vipères de France*. Paris, 180 pp.
- KAYSER, Ch., 1950. — Le sommeil hibernal. *Biol. Rev.*, 25, 255-282.
- KAYSER, Ch., 1955. — Hibernation et hibernation artificielle. *Rev. Path. Gén. Comp.*, 55, 704-729.
- KAYSER, Ch., 1957. — Le sommeil hibernal problème de thermorégulation. *Rev. Canad. Biol.*, 16, 3, 303-389.
- KAYSER, Ch., 1957. — Le sommeil hibernal et les glandes surrénales. Etude faite sur le Hamster ordinaire, *Cricetus cricetus*. *C.R. Soc. Biol.*, CLI, 5, 982-984.
- KAYSER, Ch., 1961. — *The physiology of natural hibernation*. Pergamon Press.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1938. — Cycle d'activité saisonnière des glandes endocrines chez un hibernant le hamster, *Cricetus frumentarius*. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIX, 225-228.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1939. — Modifications structurales de la médullo-surrénale dans l'adaptation thermique des hibernants. *C.R. Soc. Biol.*, CXXX, 397-400.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1950. — Le cycle saisonnier des glandes endocrines chez les hibernants. *Arch. Anat. Hist. Embr.*, 33, 1-3, 21-42.
- KAYSER, Ch., ARON, M., 1952. — Rôle du jeûne et de la thyroïde dans l'hibernation. Etude faite sur le Spermophile, *Citellus citellus*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLVI, 17, 18, 1376-79.
- KAYSER, Ch., PETROVIC, A., 1958. — Rôle du cortex surrénalien dans le mécanisme du sommeil hibernal. *C.R. Soc. Biol.*, 152, 3, 519-522.
- KENNEL, P. (von), 1913. — Les corps adipolymphoïdes des Batraciens. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, XVII, 1, 219-254.
- KEPINOV, L., 1937. — Système glycogénolytique hormonal. Sur le mécanisme de l'action glycogénolytique de l'adrénaline et le rôle de l'hormone hypophysaire dans ce mécanisme. *C.R. Soc. Biol.*, CXXVI, 1084-1087.
- KEPINOV, L., 1957. — Rôle de l'hypophyse et de la température dans les variations saisonnières du métabolisme glucidique chez les Batraciens. *Acta Phys. Pharm. Neerl.*, VI, 346-356.
- KHALIL, F., YANNI, M., 1959. — Studies on carbohydrates in Reptiles. I, Glucose in body fluids of *Uromatrix aegyptia*. *Z. Vergleich. Physiol.*, 42, 3, 192-198.
- KLAUBER, L.M., 1936. — A statistical study of Rattlesnakes. I, II, III. *Occ. Papers San Diego Soc. Nat. Hist.*, 1, 2-24.

- KLAUBER, L.M., 1956. — *Rattlesnakes*. 2 vol. 1. 476 pp. Los Angeles.
- KLIMSTRA, W.D., 1958. — Some observations on Snakes activities and populations. *Ecology*, 39, 2, 232-239.
- KNIGHT, M., 1949. — Slow-worm with young in february. *Brit. J. Herp.*, 1, 54.
- KONIG, C., 1960. — Einflüsse von licht und temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschlafers *Glis glis* L. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 48, 6, 545-575.
- KORZNEV, P.A., KRUGLOVA, G.V., SVIRIDOVA, A.N., 1957. — Quelques particularités physiologiques et écologiques des Reptiles. *Zool. Zh. U.R.S.S.*, 36, 2, 246-258.
- KRUTZSCH, P.H., HUGUES, A.H., 1959. — Hematological changes with torpor in the bat. *J. Mammalogy*, 40, 4, 547-554.
- KUCERA, L., 1960. — Le rôle du système endocrine dans la régulation du nombre des éosinophiles dans le sang périphérique. *Ceskosl. Fisiol.*, 9, 2, 141-162.
- KUCNEROWICZ, H., 1935. — Sur les « cellules d'été » dans la glande surrénale de la Grenouille, *Rana esculenta*. *C.R. Soc. Biol.*, CXX, 486-491.
- LACHNER, E.A., 1942. — An aggregation of snakes and salamanders during hibernation. *Copeia*, 4, 262.
- LACHIVER, F., KAYSER, Ch., 1959. — Evolution de l'activité thyroïdienne d'un hibernant le Lérot, *Eliomys quercinus*, durant l'hibernation. *J. Physiol.*, 51, 3, 506-507.
- LACHIVER, F., OLIVEREAU, M., KAYSER, Ch., 1957. — L'activité de la thyroïde chez un hibernant le Lérot, *Eliomys quercinus*, en hiver et au printemps. *C.R. Soc. Biol.*, CLI, 4, 653-656.
- LAGUESSE, E., 1900. — Sur la répartition du tissu endocrine dans le pancréas des Ophiidiens. *C.R. Soc. Biol.*, LII, 28, 800-801.
- LAGUESSE, E., 1901. — Sur la structure du pancréas chez quelques Ophiidiens et particulièrement sur les îlots endocrines. *Arch. Anat. Micr.*, 4, 157-218.
- LARIONOV, P.D., 1961. — Conditions d'hibernation de la Vipère à la frontière septentrionale de l'aire de répartition dans la vallée de la Léna. *Zool. Zh.*, S.S.S.R., 40, n° 2, 289-290.
- LEROY, J., 1937. — *Recherches relatives à l'utilisation éventuelle de la Vipère commune en thérapeutique humaine*. Thèse Pharmacie. Paris.
- LESTER, J., 1949. — Autumn mating in Grass Snake. *Brit. J. Herp.*, 1, 54.
- LODI, A., TUCCI, G., 1960. — Corticosurene e fattori meteorologici. *Endocrin. Sci. Costtit.*, 26, 3, 192-202.
- LOEWENTHAL, N., 1928. — Sur les neutrophiles du sang des Amphibiens. *C.R. Soc. Biol.*, XCIX, 22, 275-277.
- LOEWENTHAL, N., 1930. — Nouvelles observations sur les globules blancs du sang chez les animaux vertébrés. *Arch. Anat. Hist. Embryol.*, XI, 5, 245-332.

- LOEWENTHAL, N., 1931. — Des variétés de globules blancs du sang chez l'Orvet et la Hulotte. *Arch. Anat. Hist. Embryol.*, XIII, 4, 225-245.
- LOTHERINGTON, E.B., 1934. — A courtship incident in *Vipera berus*. *Naturalist*, 129-130.
- LOVERIDGE, A., 1927. — On the seasonal incidence of three common species of Massachusetts Snakes. *Bull. Ant. Inst.*, 1, 54-58.
- LOWE, C.H., 1948. — Territorial behavior in Snakes and the so-called courtship dance. *Herpetologica*, 4, 129-135.
- LOWE, C.H., NORRIS, K.V., 1950. — Aggression behavior in males side-winder *Crotalus cerastes*, with a discussion of aggressive behavior and territoriality in Snakes. *Nat. Hist. Misc. Chicago*, 66, 1-13.
- LUCK, J.M., KEELER, L., 1929. — The blood chemistry of two species of Rattlesnakes, *Crotalus atrox* and *Crotalus oregonus*. *J. Biol. Chem.*, 82, 703-707.
- LUETH, F.X., 1941. — Effect of temperature on Snakes. *Copeia*, 3, 125-32.
- LUNGU, A., 1961. — Biorutmile endocrine. *Stud. Cerc. Endocrinol.*, 12, n° 4, 419-439.
- LYMAN, C.P., CHATFIELD, P.O., 1956. — Physiology of hibernation in Mammals. *Nat. Ac. Sci. Wash. Pub.*, 451, 80-122.
- LYMAN, C.P., WEISS, L.P., O'BRIEN, R.C., BARBEAU, A.A., 1957. — The effect of hibernation on the remplacement of blood in the golden Hamster. *J. Exper. Zool.*, 136, 3, 471-485.
- MAC CALLUM, A.B., 1890. — Studies on the blood of the Amphibia. *Tr. Canadian Instit.*, 2, 221.
- MAHER, M.J., LEVEDAHL, B.H., 1959. — The effect of the thyroid gland on the oxidative metabolism in the Lizard, *Anolis carolinensis*. *J. Exper. Zool.*, 140, 1, 169-189.
- MAILLES, Ch., 1888. — Sur l'hibernation des *Rana fusca* et *R. viridis*. *Soc. Zool. Fr.*, XIII, 231-233.
- MALL, R., 1929. — A den of Rattlesnakes in eastern Nevada. *Bull. Ant. Inst. Amer.*, 3, 79.
- MARQUIS, C., 1892. — Das Knochenmark der Amphibien in der Verschiedenen Jahreszeiten. *Dissertation*, Dorpat.
- MARSHALL, A.J., WOLF, F.M., 1957. — Seasonal lipid changes in the sexual element of a snake, *Vipera berus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 98, I, 41, 89-100.
- MARTOJA, M., DUGUY, R., SAINT GIRON, H., 1961. — Données histologiques sur les variations de la glande surrénale au cours du cycle annuel, chez *Vipera aspis*. *Arch. Anat. Micr.*, L, 233-250.
- MARX, Ch., KAYSER, Ch., 1949. — Le rythme nyctéméral de l'activité chez les Lézards, *Lacerta muralis* et *L. agilis*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIII, 19-20, 1375-1377.

- MARX, Ch., KAYSER, Ch., 1946. — Le rythme nycthémeral de la température et de l'activité chez la Grenouille *Rana esculenta* et *Rana temporaria*. *C.R. Soc. Biol.*, CXL, 609-611.
- MAUREL, E., 1900. — Influence de la température ambiante sur les dépenses de l'organisme chez les animaux à température variable, pendant le sommeil hivernal. *C.R. Soc. Biol.*, LII, 822-24.
- MAUREL, E., REV-PAILHADE (de), 1900. — Influence des surfaces sur les dépenses de l'organisme d'animaux à température variable pendant l'hibernation. *C.R. Soc. Biol.*, LII, 38, 1061-64.
- MAYER, W.V., BERNICK, S., 1959. — Comparative studies on the thyroid, adrenal, hypophysis, and the islets of Langerhans in warm and active ground squirrel, *Spermophilus undulatus*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 78, 1, 89-96.
- MAZZOCCO, P., 1938. — Variations saisonnières de la composition du foie de Crapaud *Bufo arenarum*. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIX, 857-59.
- MAZZOCCO, P., 1938. — Oscillations rythmiques du métabolisme hydrocarboné chez le Crapaud. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIX, 1256-58.
- MEADE, G.P., 1935. — Hibernation of *Farancia abacura* in captivity. *Copeia*, 2, 99.
- MERTENS, R., 1946. — Die warn- und droh-reaktionen der Reptilien. *Abhandl. Senckerb. Natur. Ges.*, 741.
- MERTENS, R., MULLER, L., 1940. — Die Amphibien und Reptilien Europas. *Abhandl. Senckent. Natur. Ges.*, 451, 1-56.
- MIALHE, P., 1958. — *Glucagon, insuline, et régulation endocrine de la glycémie chez le Canard*. Thèse de Sciences. Paris.
- MICHELS, N.A., 1923. — The mast cell in the lower Vertebrates. *La Cellule*, 23, 339.
- MILLER, M.R., 1948. — The seasonal histological changes occurring in the ovary, corpus luteum, and testis in the Viviparous Lizard, *Xanthusia vigilis*. *Univ. Calif. Pub. Zool.*, XLVII, 8, 197-224.
- MILLER, M.R., 1955. — Cyclic changes in the thyroid gland and interrenal of the viviparous Lizard, *Xanthusia vigilis*. *Anat. Rec.*, 123, 19-32.
- MILLER, M.R., 1958. — The endocrine basis for reproduction adaptation in Reptiles. *Comp. Endocrin.*, 499-516. A. Grobmann. N.-Y.
- MILLER, M.R., 1960. — Pancreatic islets histology and carbohydrate metabolism in Amphibians and Reptiles. *Diabetes*, 9, 4, 318-323.
- MILLER, M.R., WURMSTER, D.H., 1956. — Studies on the blood glucose and pancreatic islets of Lizards. *Endocrinology*, 1, 58, 114-120.
- MILLER, M.R., WURSTER, D.H., 1958. — Further studies on the blood glucose and pancreatic islets of Lizards. *Endocrin.*, 63, 2, 191-200.
- MORI, S., 1945. — General considerations on the relation of an animal behaviour cycle to the cycle of its external factors. *Physiol. Ecol. Otsu. Hydr. Kyoto*, 39, 1.
- MOSAUER, W., 1936. — Toleration of solar heat in desert Reptiles. *Ecology*, XVII, 56-66.

- MOSAUER, W., 1936. — Temperature relation and activity rythms of desert Reptiles. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 17, 2.
- MOSCH, L., 1956. — Changes in the islets of Langerhans associated with age and hibernation. *Quart. J. Exp. Phys.*, 41, 4, 433-444.
- MUSACCHIA, X.L., SLEVERS, M.L., 1956. — Effects of induced cold torpor on the blood of *Chrysemys picta*. *Amer. J. Physiol.*, 187, 99-102.
- NEILL, W.T., 1948. — Hibernation of Amphibians and Reptiles in Richmond County, Georgia. *Herpetologica*, IV, 107.
- NETTING, M.G., 1936. — Hibernation and migration of the spotted Turtle, *Clemys guttata* Schn. *Copeia*, 2, 112.
- NEUMANN, 1896. — Hematologische Studien Über die Blutbildung bei Fröschen. *Virchow's Arch.*, CXLIII.
- NOBLE, G.K., 1931. — *The biology of the Amphibians*. Mc Graw Hill. New-York.
- NOBLE, G., BRADLEY, C., 1933. — The relation of the thyroid and the hypophysis to the molting process in the Lizard, *Hemidactylus brooki*. *Biol. Bull.*, 64, 289-298.
- NOBLE, G.K., CLAUSEN, H.J., 1936. — The aggregation behavior of *Storeira dekayi* and others snakes, with special reference to the senses organs invoved. *Eco. Monogr.*, VI, 269-316.
- OLIVER, J.A., 1947. — The seasonal incidence of Snakes. *Amer. Mus. Nov.*, 1363, 1-14.
- ORLANDO, P., 1941. — Quantitative determination of rythmicity in organisms. *Ohio J. Sci.*, XLI, 39-45.
- ORMSBY, A.I., 1950. — Note on snake hibernation in New south Wales. *Proc. R. Zool. Soc. New South Wales*, 25-27.
- OTTAVIANI, G., AZZALI, G., 1954. — L'apparato diencefalo-ipofisario negli animali ibernati. *Rés. Comm. 5^{me} Symp. Neurov. Vienne*, 29-34.
- OWENS, V., 1949. — An overwintering colony of *Coluber constrictor* and *Elaphe o. obsoleta*. *Herpetologica*, 5, 90.
- PANIGEL, M., 1956. — *Contribution à l'étude de l'ovoviparité chez les Reptiles : gestation et parturition chez le Léopard Zootoca vivipara*. Thèse Sci. Paris. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11, 569-668.
- PAPPENHEIM, A., 1901. — Beobachtungen uber das Verhalten der Knochenmarkes beim Winterschlaff in besonderen Hinblick auf die voränge der Blutbildung. *Zeitsch. Klin. Med.*, XLVIII.
- PAPPENHEIM, A., 1907. — Einige Bemerkungen über Metohden und Ergebnisse der sogenannten Vitalfärbung an den erythrocyten. *Folia Haematologica*, 4, 46.
- PASTEELS, J.L., 1959. — Etude quantitative de l'activité autonome de l'hypophyse de l'Amphibien *Pleurodeles waltlii*. *C.R. Ac. Sci.*, 248, 8, 1232-1234.
- PAULIAN, R., 1952. — Recherches sur le cycle biologique annuel en région tropicale. *Natur. Malgache*, IV, 1, 1-18.

- PENHOS, J.C., 1953. — Rôle des corps adipeux de *Bufo arenarum*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLVII, 11-12, 1095-96.
- PERASSI, N.I., 1959. — Glucemia en *Bufo paracnemis* y liberation de glucosa por su higado. *Rev. Soc. Arg. Biol.*, 35, 5-6, 142-147.
- PETROVIC, A., KAYSER, Ch., 1956. — Etude de l'activité gonadotrope de la préhypophyse du Hamster *Cricetus cricetus* en hiver et en été. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 11, 1990-1998.
- PETTER-ROUSSEAU, A., 1953. — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica*. *La Terre et la Vie*, C, 4, 175-223.
- PHISALIX, M., 1922. — *Animaux venimeux et venins*. Masson, Paris. 2 vol.
- PHISALIX, M., 1939. — Le venin blanc des Vipères du département du Gers est dépourvu de pouvoir vaccinant. *C.R. Ac. Sc.*, 208, 1252.
- PHISALIX, M., 1940. — *Vipères de France*. Stock, Paris. 227 pp.
- PHISALIX, C., BERTRAND, G., 1895. — Variation de virulence du venin de Vipère. *Arch. Physiol.*, 2, 260-265.
- PISCHINGER, O., 1895. — Beiträge zur Kenntniss des Pancreas. *Medic. inaug. Dissert.* München.
- POPE, C.H., 1937. — *Snakes alive and how they live*. Viking, New York.
- POPOVIC, V., VIDOVIC, V., VIDOVIC, L., 1956. — Influence des hormones corticales sur l'hibernant adrénalectomisé au cours du sommeil hibernant. *Rés. Comm. XX^{me} Cong. Phys. Bruxelles*, 736-737.
- PORIS, E., CHARRIPER, H.D., 1938. — Studies on the endocrines of Reptiles. I. The morphology of the pituitary gland of the Lizard *Anolis carolinensis*. *Anat. Rec.*, LXXII, 473-480.
- PRADO, J.L., 1944-1945. — Hemoglobina dos ofidios. Valores normais e presença de uma forma inativa no sangue da *Bothrops jararaca*. *Mem. Inst. Butantan*, 18, 56-66.
- PRADO, J.L., 1946. — Aglicemia normal nos ofidios. *Mem. Inst. Butantan*, 19, 59-68.
- PESSNER, H., 1940-1941. — Von Trächtigkeitsdauer europäischen Vipерiden. *Zool. Garten.*, XII, 53-55.
- RAHN, H., 1940. — Sperm viability in the uterus of Garter Snake, *Thamnophis*. *Copeia*, 2, 109-115.
- RAPELA, C.E., GORDON, M.F., 1956. — Action de la hipofisis sobre los catecholes suprarenales del sapo. *Rev. Arg. Biol. Soc.*, 32, 3-4-5, 66-74.
- RAPELA, C.E., GORDON, M., 1956. — Variation saisonnière du contenu des surrénales de Crapaud en adrénaline et noradrénaline. *C.R. Soc. Biol.*, CL, 6, 1290-1291.
- RASMUSSEN, A.T., 1916. — Theories on hibernation. *Ann. Nat.*, 50, 609-625.
- RASMUSSEN, A.T., 1916. — The corpuscles, heamoglobin content and specific gravity of the blood during hibernation in the woodchuk (*Marmota monax*). *Amer. J. Physiol.*, 41, 464-482.

- RATZERSDORFER, C.A., GORDON, S., CHARIPER, H.A., 1949. — The effect of thiourea on the thyroid gland and molting behavior of the Lizard, *Anolis carolinensis*. *J. Exp. Zool.*, 112, 13-27.
- RIEDELSE, M.L., 1957. — Serum magnesium levels in mammalian hibernation. *Trans. Kansas Ac. Sci.*, 60, 2, 99-141.
- RODBART, S., 1947. — Evidence for a temperature sensitive center in a poikilothermer, the Turtle. *Federation Proc.*, 6, 191.
- ROGERS, C.G., LEWIS, E.M., 1916. — The relation of the body temperature of certain cold-blooded animals to that of their environment. *Biol. Bull. Woods Hole*, 31, 1-15.
- ROLLINAT, R., 1891-1931. — *Observations manuscrites inédites*. Lab. Herpétologie. Museum Nat. Hist. natur. Paris.
- ROLLINAT, R., 1895. — Sur l'hibernation de *Lacerta muralis* et *L. viridis*. *Soc. Zool. Fr.*, XX, 58-59.
- ROLLINAT, R., 1898. — Accouplement des Ophidiens d'Europe à la fin de l'été ou au commencement de l'automne. *Bull. Soc. Accl.*, XXIII.
- ROLLINAT, R., 1899. — Sur l'accouplement automnal de la Cistude d'Europe. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XXIV, 103-106.
- ROLLINAT, R., 1903. — Mœurs et reproduction de la Vipère aspic. *Bull. Soc. Nat. Acclim.*, 1-41.
- ROLLINAT, R., 1928. — Animaux chassés de leurs demeures par une crue de la rivière Creuse en amont du barrage d'Eguzon (Indre). *Rev. Hist. Nat. appl.*, IX, 278.
- ROLLINAT, R., 1934. — *La vie des Reptiles de France centrale*. Paris, 343 pp.
- ROSTAND, J., 1958. — Les effets biologiques du froid. *Rev. Gen. Froid*, 35, 11, 1187-1199.
- RUTHLING, P., 1915. — Hibernation of Reptiles in southern California. *Copeia*, 10-11.
- SABRAZES, J., MURATET, L., 1924. — Les globules blancs du sang de *Lacerta muralis* à l'état normal et pathologique. *C.R. Soc. Biol.*, XCI, 20, 44-46.
- SAINT GIRONS, H., 1946. — Croissance, cycle annuel et mues chez *Vipera aspis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXI, 4-5, 198-203.
- SAINT GIRONS, H., 1947. — Ecologie des Vipères. I, *Vipera aspis*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXII, 4-5, 158-169.
- SAINT GIRONS, H., 1949. — Les mœurs nuptiales de la Vipère aspic. *La terre et la vie*, 3, 110-113.
- SAINT GIRONS, H., 1951. — *Ecologie et ethologie des Vipères de France*. Thèse Univ. Paris. *Ann. Biol.*, XXVII, 11-12, 756-770; *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11, XIV, 263-343, 1952.
- SAINT GIRONS, H., 1953. — Note sur les périodes de latence des Reptiles au Maroc. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXVIII, 5-6, 377-81.

- SAINT GIRONS, H., 1955. — Le cycle d'activité et ses facteurs chez *Vipera latastei* Bosca. *Vie et Milieu*, V, 4, 513-528.
- SAINT GIRONS, H., 1957. — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Bel.*, XCI, 3, 285-350.
- SAINT GIRONS, H., 1958. — Croissance et fécondité de *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, VIII, 3, 265-286.
- SAINT GIRONS, H., 1959. — Remarques histologiques sur l'hypophyse de *Vipera aspis*. *C.R. Soc. Biol.*, 1, CLIII, 5-7.
- SAINT GIRONS, H., 1959. — Données histologiques sur l'hypophyse de *Chamaeleo lateralis* Gray. *Ann. Histochim.*, 4, 2, 115-122.
- SAINT GIRONS, H., 1960. — Particularités anatomiques et histologiques de l'hypophyse chez les Squamata. *C.R. Ac. Sci.*, 251, 2584-86.
- SAINT GIRONS, M.C., 1952. — L'importance des talus couverts dans la zoogéographie du Bocage. *Ann. Géogr.*, 61, 366-369.
- SAINT GIRONS, M.C., 1960. — Les variations saisonnières du rythme nycthéméral d'activité chez un Léroty femelle (*Eliomys quercinus*) en captivité. *Mammalia*, 24, 2, 177-189.
- SAINT GIRONS, M.C., 1960. — Dimorphisme sexuel du leucogramme chez *Vipera berus* adulte. *C.R. Soc. Biol.*, CLIV, 2, 342-344.
- SAINT GIRONS, M.C., 1961. — Etude de l'érythropoïèse chez la Vipère berus (*Vipera berus*) en fonction de l'activité thyroïdienne et des phénomènes cycliques de la mue. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXXVI, 1, 59-67.
- SAINT GIRONS H., DUGUY, R., 1962. — Données histologiques sur les variations de l'hypophyse au cours du cycle annuel chez *Vipera aspis*. *Zeitschrift für Zellforschung*, 56, 819-856.
- SAINT GIRONS, H., DUGUY, R., 1962. — Données histologiques sur le cycle annuel de la glande thyroïde chez les Vipères. *Gén. Comp Endocrinol.*, vol. 2, n° 4, 337-346.
- SAINT GIRONS, H., SAINT GIRONS, M.C., 1956. — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, VII, 2, 133-226.
- SAINT GIRONS, H., SAINT GIRONS, M.C., 1959. — Espace vital, domaine et territoire chez les Vertébrés terrestres (Reptiles et Mammifères). *Mammalia*, XXIII, 4, 448-476.
- SALGUES, R., 1937. — Leucocytose nutritionnelle chez les Reptiles en mauvaise condition de captivité. *C.R. Ac. Sci.*, 205, 1, 90-92.
- SALGUES, R., 1937. — Faune des Ophidiens de Provence. *Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon*, 21, 130-150.
- SAVINIO, M., 1955. — Ricerche istofisiologica sul pancreas di ofidi normali a di ofidi trattati con allosone. *Arch. Sci. Biol. Ital.*, XXXIX, 6, 674-688.
- SCHAEFFER, W.H., 1933. — Hypophysectomy and thyroidectomy of Snakes. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 30: 1363-1365.

- SCHARRER, E., 1951. — Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. I) Untersuchungen über Zwischenhirn der Fische. *Z. vergl. Physiol.*, 7: 1-38.
- SCHMALZ, P., 1911. — Sommerschlaf bei Reptilien und Amphibien. *B. Aquar. u. Terr.*, 2: 500-501.
- SCHREIBER, E., 1912. — *Herpetologia Europea*. Fischer, Iéna.
- SCHRODER, R.C., 1950. — Hibernation of blue racers and bull Snakes in western Illinois. *Nat. Hist. Misc.*, 75.
- SCHWARTZ, E., 1936. — *Die Europäischen und Mediterranen otern und ihre Gifte*. Berungswerksmitt, Margheirglahn. 262 pp.
- SCHWARTZ, A., BRICKA, M., 1924. — L'action de l'insuline sur la glycémie, l'état général et le glycogène hépatique des Grenouilles. *C.R. Soc. Biol.*, 91 (37) : 1428-1430.
- SEIBERT, H.C., HAGEN, C.W., 1947. — Studies on population of Snakes in Illinois. *Copeia*, 6-22.
- SERGEEV, A., 1939. — La température du corps des Reptiles dans les conditions naturelles. *C.R. Ac. Sci. U.R.S.S.*, xxii, 49-52.
- SERVICE, R., 1902. — The adder in Solway. *Ann. Scot. Nat. Hist.*, 153-162.
- SHAPIRO, H.A., ZWARENSTEIN, H., 1934. — Metabolic changes associated with endocrine activity and the reproductive cycle in *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 11: 267.
- SHAW, A., 1953. — A hibernating *Chionactis occipitalis annulatus*. *Herpetologica*, ix, 2: 72.
- SHAW, C.E., 1951. — Male combat in American colubrid Snakes with remarks on combat in other colubrid and elapids Snakes. *Herpetologica*, 7: 149-168.
- SLONIMSKI, P., 1934. — Sur les éléments figurés du sang chez *Vipera russelli* et *Python regius*. *C.R. Ass. Anat.*, 25-28, 1.
- SLONIMSKI, P., 1935. — Les éléments figurés du sang chez le Crocodile *Crocodilus rhombifer*. *C.R. Soc. Biol.*, cxix, 1206-1208.
- SMITH, M., 1951. — *The British Reptiles and Amphibians*. Collins, 318 p., London.
- SMITH, A.U., 1958. — The resistance of animales to colling and freezing. *Biol. Rev. Cambridge*, 33, 2: 197-253.
- SMIT-VIS, J.H., 1962. — Some aspects of the hibernation in the european hedgehog, *Erinaceus europaeus*. *Arch. Neerlandaises Zool.*, xiv, 513-597.
- SOLOMON, D.H., DOWLING, J.T., 1960. — The thyroïd. *Ann. Rev. Phys.*, 22: 615-650.
- SOUBEIRAN, L., 1855. — *De la Vipère, de son venin, de sa morsure*. 165 p., Paris.
- SOUTHOFF, G. (de), 1914. — Sur l'hibernation en captivité de quelques lacertiliens. *Bull. Soc. Nat. Acclim.*, 61-62.

- STEPHENS, G.C., 1959. — Biological rythms. *I.R.E. Trans. med. Electr.*, 6, 2: 88-92.
- STICKEL, W.H., COPE, J.B., 1947. — The home range and wandering of Snakes. *Copeia*, 127-136.
- STRELNIKOV, I.D., 1944. — Importance de la radiation solaire dans l'écologie des Reptiles de haute montagne. *Zool. Zh. U.R.S.S.*, XXIII, 5: 57-58.
- STUTINSKY, F., 1936. — Effet de l'éclairement continu sur la structure de la glande pituitaire de la Grenouille. *C.R. Soc. Biol.*, CXXIII, 421-423.
- STUTINSKY, F., FLORENTIN, P., 1936. — Modifications cytologiques de la glande pituitaire des Grenouilles maintenues à l'obscurité. *C.R. Soc. Biol.*, CXXII, 674-676.
- SUOMALAINEN, P., 1939. — *Hibernation in the hedgehog*. Suomalainen Tiedakademia. 68 p., Helsinki.
- SUOMALAINEN, P., GRANSTROM, T., 1955. — Hematological changes in the hibernating golden Hamster. *Exp. Cell. Res. Suppl.*, 3: 335-38.
- THOMAS, E., 1955. — Der Kommentkampf der Kreutzotter, *Vipera berus*. *Naturwis.*, 42: 539.
- THOMAS, T.B., 1942. — The pancreas of Snakes. *Anat. Rec.*, 82, 1: 327-39.
- TINKLE, D.W., LINER, E.A., 1955. — Behavior of *Natrix* in aggregations. *Fild and Laboratory*, 23: 84-87.
- TIPTON, S.R., 1933. — Factors affecting the respiration of vertabrate red blood cells. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 3: 313-340.
- TIXIER-VIDAL, A., 1959. — Données actuelles sur l'influence de la lumière sur l'activité thyroïdienne chez les Vertébrés. *Ann. endocrin.*, 20 (5): 708-723.
- TRIBONDEAU, M., 1904. — Sur les enclaves contenues dans les cellules des tubes contournés du rein chez la Tortue, étudiées comparative-ment en été et en hiver. *C.R. Soc. Biol.*, LVI, 6: 266-68.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., 1945. — Corrélations hypophyso-endocrines chez le Triton. *Act. Sci. Industr.*, 987: 196.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., 1943. — Variations saisonnières de la struc-ture cytologique de l'hypophyse du Triton palmé. *C.R. Soc. Biol.*, CXXXVII, 30-31.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., 1943. — Interprétations physiologiques de di-verses images cytologiques de l'hypophyse. *C.R. Soc. Biol.*, CXXXVII, 575-576.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H., PICARD, D., 1945. — Sur certaines variations de la rate et de la formule sanguine du Triton alpestre. *C.R. Soc. Biol.*, mai.
- TUROLLA, E., 1955. — Acides nucléiques et morphologie du noyau dans les cellules des Grenouilles hibernantes. *Bull. Ass. Anat.*, 87.

- UUPSAAV, SUOMALAINEN, P., 1954. — The adrenalin and noradrenalin content of the adrenal glands of the hedgehog. *Ann. Ac. Sci. Fennica*, IV, Biol., A, 27, 11.
- VAINIO, I., 1932. — Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus*, in Finland. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn.*, XII, 1-29.
- VARELA, M.E., SELLARES, M.E., 1938. — Morphologie sanguine et variations saisonnières du sang du Crapaud *Bufo arenarum* Hens. *C.R. Soc. Biol.*, CXXVII, 704-706.
- VARICAK, T., 1958. — Medulla ossium Urodela. *Biol. Glasn.*, 11: 1-4, 9-10.
- VELLARD, J., 1937. — Variations géographiques du venin de *Bothrops atrox*. *C.R. Ac. Sci.*, 204: 1369-71.
- VELLARD, J., 1937. — Variations géographiques du venin du Serpent à sonettes Sud-Américain *Crotalus terrificus*. *C.R. Ac. Sci.*, 204: 1679-1681.
- VELLARD, J., 1938. — Propriétés du venin des principales espèces de Serpents du Vénézuëla. *Ann. Inst. Pasteur*, 60: 511-518.
- VERNBURG, F.J., 1953. — Hibernation studies of two species of Salamanders, *Phleboton c. cinereus* and *Eurycea b. bislineata*. *Ecology*, 34: 55-62.
- VESEY-FITZGERALD, B., 1946. — Some notes on Vipers. *Proc. Hampshire Field*, CL, 16: 197-206.
- VETAS B., WOODBURY, A., 1951. — A snake den in Tooele county, Utah. Temperature of entrance and emergence. *Herpetologica*, 7: 15-19.
- VIAUD-GRAND-MARAIS, A., 1867. — *Etudes médicales sur les Serpents de Loire-Inférieure et de Vendée*. Nantes, 260 p.
- VICTOROFF, C., 1908. — Zur Kenntniss der Veränderungen der Fettgewebe beim Frösche während des Winterschlafes. *Arch. gesam. Phys.*, Bonn.
- VIERODT, 1877. — *Grundriss der Physiologie des Menschen*. Tübingen, 7.
- VILTER, V., 1944. — Signification biologique des variations saisonnières de la photosensibilité chez le Triton, *Triturus palmatus*. *C.R. Soc. Biol.*, CXXXVIII, 523-524.
- VILTER, V., LUGAND, A., REYMOND, E., 1959. — Comportement printannier de la Salamandre noire d'altitude, *Salamandra atra* Laur. dans ses relations avec la sensibilité photique saisonnière de l'espèce. *C.R. Soc. Biol.*, 6: CLIII, 975-978.
- VIVIEN, J., STENGER, CL., 1955. — Influence de l'hypophysectomie sur l'activité testiculaire saisonnière de *Natrix n. natrix*. *C.R. Soc. Biol.*, CXLIV, 9-10, 1042-45.
- VOLSOE, H., 1944. — Structure and seasonal variations of the male reproductive organs of *Vipera berus*. *Spolia. Mus. Zool. Hauniensis*, v, 1-157. Copenhagen.

- WATARI, N., 1959. — Etudes morphologiques sur les variations saisonnières des mitochondries, de la teneur en glycogène et en lipides des cellules hépatiques des Reptiles et en particulier des cellules de réserve de graisse (fat storing cells). *Arch. Histol. Jap.*, 16, 3: 369-423.
- WEILL, J.S., KAYSER, Ch., 1957. — Les réserves glycogéniques et lipidiques du foie chez la Marmote, *Arctomys marmota*, *Marmota monax*, en état d'activité en été et au cours du sommeil hibernant. *C.R. Soc. Biol.*, CLII, 2: 374-377.
- WEINLAND, RIEHL, M., 1907. — Ueber das Verhalten der Glycogen beim Heterotherm Tier. *Zeitsch. f. Biol.*, xxxii, 75-92.
- WEISS, L.P., WISLOCKI, G.B., 1956. — Seasonal variations in the hematopoiesis in the dermal bones of the nine-banded armillo. *Anat. Rec.*, 2: 143-164.
- WERNER, F., 1891. — Der Sommerschlaf bei Reptilien und Amphibien. *Verh. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien*, 41: 295-299.
- WERNER, F., 1929. — Winterschlaf von Reptilien im geheizten Terrarium. *Bl. Aquar. u. Terr.*, 40: 208-209.
- WERZBERG, A., 1911. — Studien zur vergleichenden Haemozytologie einiger poikilothermer Vertebraten. *Folia Haemat.*, 11, 2: 17.
- WILHOFT, D.C., 1958. — The effect of temperature on thyroid histology and survival in the Lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Copeia*, 4: 265-276.
- WING, L., 1946. — Species associations in winter groups. *Auk*, 63: 508-511.
- WINTROBE, M.M., 1933. — Variations in the size and hemoglobin content of erythrocytes in the blood of various vertebrates. *Folia Haematologica*, 51: 32.
- WOITKEWITSCH, A.A., 1944. — Influence of light upon thyrotropic activity of anterior lobe of pituitary body. *C.R. Ac. Sci. U.R.S.S.*, 8, 45: 357-360.
- WOITKEWITSCH, A.A., 1944. — Function of thyroid as dependant on pituitary body activated by light. *C.R. Ac. Sci. U.R.S.S.*, 9, 45: 396-400.
- WOOD, J.T., 1944. — Fall aggregation of the Queen Snake. *Copeia*, 4, 253.
- WOODBURY, A.M., 1954. — Study of reptiles dens. *Herpetologica*, x, 1: 49-53.
- WOODBURY, A.M., HAUSEN, M. et R.H., 1951. — A Snake den in Tintic mountains (Utah). *Herpetologica*, 6, 66: 70.
- WOODBURY, A.M., PARKER, D.D., 1956. — A Snake den in Cedar Mountains and notes on Snakes and parasitic mites. *Herpetologica*, 12, 4: 261-268.
- WOODWARD, S.J., 1933. — A few notes on the persistence of active spermatozoa in the African night-adder, *Causus rhombeatus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 189-190.

- WRIGHT, P.A., 1959. — Blood sugar studies in the Bullfrog, *Rana castebeiana*. *Endocrinology*, 64, 4: 551-558.
- WURSTER, D.H., 1958. — Comparative studies on the blood glucose and pancreatic islets of the Salamander, *Taricha torosa*, and the Lizard, *Eumeces obsoletus*. *Dissert. Abstr.*, 19, 4: 631.
- ZIMNY, M.L., 1959. — Histological studies of the ground squirrel adrenal following hibernation and cold exposure. *Anat. Rec.*, 135, 4: 279-284.
- ZWARENSTEIN, H., 1933. — Metabolic changes associated with endocrine activity and the reproductive cycle in *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 10: 201.
- ZWARENSTEIN, H., SHAPIRO, H.A., 1933. — Metabolic changes associated with endocrine activity and the reproductive cycle in *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 10: 372.
- ZYLBERSZAC, S., 1937. — Sur la nature des leucocytes réticulaires et spongieux du sang des Reptiles. *C.R. Soc. Biol.*, cxxvi, 97-98.

DEUXIÈME THÈSE
Propositions données par la Faculté

CYCLE ANNUEL D'ACTIVITÉ
CHEZ CORONELLA AUSTRIACA Laur.

Vu et approuvé :
Paris, le 31 mai 1962
*Le Doyen de la Faculté
des Sciences,*
Marc ZAMANSKY

Vu et Permis d'imprimer :
*Le Recteur de l'Académie
de Paris,*
Jean ROCHE

